

НАЦІОНАЛЬНИЙ УНІВЕРСИТЕТ ЦИВІЛЬНОГО ЗАХИСТУ УКРАЇНИ

Ю.Ю. Ільїна, Л.А. Перелигіна, Ю.О. Приходько

ОСНОВИ БІОЛОГІЇ ЛЮДИНИ

Підручник

Харків 2019

УДК 611/612(075.8)
І 46

Рекомендовано до друку
вченою радою НУЦЗ України
(протокол від 26.09.2019 № 1)

Рецензенти: кандидат психологічних наук, професор **Н.П. Крейдун**, декан факультету психології Харківського Національного університету ім. В.Н.Каразіна;
доктор психологічних наук, професор **Л.М. Балабанова**, професор кафедри психології діяльності в особливих умовах НУЦЗ України.

І 46 **Основи** біології людини: підручник. Для здобувачів вищої освіти, які навчаються на першому (бакалаврському) рівні за спеціальністю 053 "Психологія", за освітніми програмами: "Екстремальна та кризова психологія" та "Робота з персоналом" / Укладачі: Ю.Ю. Ільїна, Л.А. Перелигіна, Ю.О. Приходько. – Х.: НУЦЗУ, 2019. – 279 с.

ISBN

Викладений матеріал спрямовано на підвищення рівня біологічних знань таким чином, щоб уся різноманітність живої природи сприймалась як єдина система із загальними законами походження, розвитку, із закономірностями будови та життєдіяльності; спрямовано на формування логіки пізнання живої природи від загального до конкретного, що уможливає розвивальний характер навчання і сприяє формуванню теоретичного мислення. Біологічний матеріал структуровано так, щоб слухачі об'єднували окремі знання у систему, забезпечуючи їх інтеграцією.

Підручник може бути використаний для підготовки до проміжного контролю знань, виконання контрольних робіт, іспитів та заліків з дисциплін природничого циклу.

ISBN

УДК 611/612(075.8)
© Ільїна Ю.Ю., Перелигіна Л.А.,
Приходько Ю.О., 2019
© НУЦЗУ, 2019

Зміст

| | |
|---|-----|
| Вступ | 5 |
| Розділ 1. Науки про людину. Клітина – морфофункціональна одиниця життя | 6 |
| 1.1 Біологія – наука про пізнання суті життя | 6 |
| 1.2 Визначення поняття життя та фундаментальні властивості живої матерії | 10 |
| 1.3 Рівні організації живої матерії | 13 |
| 1.4 Клітина – елементарна біологічна система | 15 |
| Контрольні запитання і завдання | 39 |
| Розділ 2. Спадковість та мінливість | 40 |
| 2.1 Генетика – наука про закономірності спадкової мінливості | 40 |
| 2.2 Спадковість. Закони спадковості | 45 |
| 2.3 Мінливість та її види | 54 |
| Контрольні запитання і завдання | 61 |
| Розділ 3. Розмноження | 62 |
| 3.1 Способи розмноження. Їх біологічне значення | 62 |
| 3.2 Життєвий цикл клітини. Мітоз | 67 |
| 3.3 Мейоз. Характеристика, біологічне значення | 72 |
| 3.4 Гаметогенез | 74 |
| 3.5 Будова та функції чоловічої та жіночої статевих систем | 75 |
| Контрольні запитання та завдання | 79 |
| Розділ 4. Індивідуальний розвиток (пренатальний онтогенез) | 80 |
| 4.1 Етапи індивідуального розвитку організмів | 80 |
| 4.2 Формування органів та взаємодія частин зародка | 83 |
| Контрольні запитання і завдання | 93 |
| Розділ 5. Організм людини як цілісна біологічна система | 93 |
| 5.1 Апарат руху та опори | 93 |
| 5.2 Система крові та кровообігу. Лімфатична система | 113 |
| 5.3 Дихальна система. Дихання | 121 |
| 5.4 Травна система. Травлення | 128 |
| 5.5 Сечова система | 139 |
| 5.6 Ендокринні залози | 144 |
| 5.7 Організм як єдине ціле | 152 |
| Контрольні запитання та завдання | 163 |
| Розділ 6. Основні закономірності постембріонального розвитку | 164 |
| 6.1 Новонародженість як етап онтогенезу | 164 |
| 6.2 Дитинство | 173 |
| 6.3 Підлітковий вік | 180 |
| 6.4 Юнацький вік | 182 |
| 6.5 Зрілість | 183 |

| | |
|--|------------|
| 6.6 Літній та старечий вік | 186 |
| 6.7 Довголіття – соціально-біологічне явище, доживання людини до високих вікових рубежів | 192 |
| Контрольні запитання та завдання | 195 |
| Розділ 7. Поняття про еволюцію | 196 |
| 7.1 Розвиток еволюційного вчення..... | 196 |
| 7.2 Критерії та структура виду..... | 200 |
| 7.3 Пристосованість організмів та її відносний характер | 202 |
| 7.4 Видоутворення..... | 204 |
| 7.5 Макроеволюція | 206 |
| 7.6 Розвиток життя на Землі | 207 |
| 7.7 Походження людини..... | 215 |
| Контрольні запитання та завдання | 219 |
| Розділ 8. Принципи класифікації організмів | 220 |
| 8.1 Підходи до класифікації тварин..... | 220 |
| 8.2 Характеристика типу хордові..... | 223 |
| 8.3 Загальна характеристика хребетних | 225 |
| 8.4 Клас Ссавці..... | 228 |
| Контрольні запитання та завдання | 231 |
| Розділ 9. Поняття про антропогенез | 232 |
| 9.1 Еволюційні попередники людей..... | 232 |
| 9.2 Формування людини сучасного фізичного типу..... | 243 |
| 9.3 Неоантропи..... | 251 |
| 9.4 Проблеми антропосоціогенезу | 253 |
| 9.5 Загальні уявлення про раси | 258 |
| Контрольні запитання і завдання..... | 271 |
| Література..... | 272 |
| Предметний покажчик..... | 274 |

ВСТУП

Сучасні дані про живе мають величезне пізнавальне значення, тому що забезпечують внесок у створення наукової картини світу. Біологія як наука про живе виконує насамперед пізнавальну функцію. Протягом тривалого часу в біології відбувалося нагромадження даних про організацію різних форм життя на Землі. За останні роки ця наукова дисципліна досягла дуже багато, але найбільшим надбанням вважається підвищення біологічної освіченості людей.

Біологія людини визначає місце людини у тваринному світі. Це наука про особину та еволюційне становлення особистості, вона дозволяє намалювати портрет людства, тому що займається вивченням походження, причинами збільшення або зменшення чисельності людських популяцій, їх структурою у просторі й часі. Знання філогенетичних змін пояснює онтогенетичні перетворення. Вивчення спадковості людини, її генетичної системи, сутності та значення вроджених відмінностей між індивідуумами, анатомії та фізіології людини – ось неповний перелік питань, який сприяє науковому обґрунтуванню шляхів керування онтогенезом.

Онтогенез людини – цілісний процес, що виражається в різних, але пов'язаних між собою формах. Це – становлення людини як організму, як свідомої суспільної істоти і як особистості. Фізичне зростання організму, розмірів його окремих органів, збільшення ваги тіла, м'язової сили, швидкості рухів тощо відображає кількісні зміни (зріст). Фізичний розвиток пов'язаний з якісними змінами. Особливо помітні вони в утробному періоді онтогенезу людини. Після народження зміни у будові організму свідчать про його дозрівання. Якісні зміни спостерігаються і у функціонуванні нервової системи. Спочатку її регуляційні функції здійснюються безумовно-рефлекторними зв'язками, далі – в роботу включаються умовно-рефлекторні. Змінюється з віком співвідношення першої та другої сигнальних систем.

У психічному розвитку кількісні зміни виявляються у збільшенні з віком кількості утворюваних навичок, асоціацій, у зростанні кола уявлень, знань про навколишній світ, пасивного й активного словника, об'єму уваги, сприймання, пам'яті, швидкості реакції, розв'язання задач. Вивчення кількісних (зріст) та розуміння якісних перетворень (розвиток) є необхідною умовою усвідомлення біологічних знань у цілому.

Суттєвим ланцюгом у системі підготовки фахівців - психологів є формування у них знань з анатомії та фізіології, генетики, еволюції, озброєння їх системою знань про живу природу, яка дозволяє краще розуміти місце та роль людини у взаємодії природи і суспільства, що стає найважливішою з проблем сучасності.

Підручник складено з урахуванням вимог освітньо-професійної програми вищої освіти зі спеціальності 053 «Психологія» спеціалізацій «Екстремальна та кризова психологія» та «Робота з персоналом» для підготовки здобувачів вищої освіти за першим (бакалаврським) рівнем. Пропоноване видання спрямоване на розуміння фундаментального значення базових знань з біології людини та їх подальшого використання у процесі засвоєння матеріалу різних психологічних дисциплін та використання їх у практичній роботі.

Кожний розділ підручника поділений на параграфи, наприкінці подано питання для самоконтролю. З метою кращого засвоєння біологічних понять у кінці навчальної книги пропонується предметний покажчик із посиланням на сторінки, де термін зустрічається або дається його визначення.

РОЗДІЛ 1

НАУКИ ПРО ЛЮДИНУ. КЛІТИНА – МОРФОФУНКЦІОНАЛЬНА ОДИНИЦЯ ЖИТТЯ

1.1 Біологія – наука про пізнання суті життя

Біологія вивчає життя як особливу форму руху матерії, закони її існування і розвитку. (Термін запропонований німецьким ботаніком Тревірантусом, а остаточне визначення дав Ламарк).

Предмет вивчення біології – живі організми, їх будова, функції, їх природні співтовариства.

Термін «біологія» запропонований в 1802 році вперше Ж.Б. Ламарком, походить від двох грецьких слів: «біос» – життя і «логос» – наука. Разом з астрономією, фізикою, хімією та іншими науками вона відноситься до природничих наук.

У загальній системі знань про навколишній світ іншу групу наук складають соціальні, або гуманітарні науки (від лат. «гуманітас» – людство), які вивчають закономірності розвитку людського суспільства.

Біологія являє собою певну систему наук: загальна біологія – вивчає загальні закономірності розвитку живої природи, що розкривають сутність життя, її форми і розвиток; відповідно до об'єктів вивчення – тварини, рослини, віруси – виділяють спеціальні науки – зоологію, ботаніку, вірусологію.

У свою чергу ці науки мають розділи залежно від охоплених ними об'єктів:

ботанічні науки: мікологія – наука про гриби, альгологія – водоростях, бріологія – про мохи. До зоологічних наук відносяться: протозологія – вчення про найпростіших, гельмінтологія – про паразитичних черв'яків, арахнологія – про павукоподібних, ентомологія – комах.

Класифікацією живих істот займається систематика.

Ряд біологічних наук вивчає морфологію, тобто будову організмів, інші – фізіологію, тобто те, як протікають процеси у живих організмах і обмін речовин між організмом і середовищем.

До морфологічних наук відносять анатомію (вивчає макроскопічну організацію тварин і рослин), гістологію (наука про тканини і мікроскопічну будову тіла).

Багато загальнобіологічних закономірностей є предметом вивчення цитології, ембріології, геронтології, генетики, екології, дарвінізму та інших наук.

Об'єкт дослідження – в науці під ним мають на увазі головне поле покладання зусиль вчених. У науковому напрямку проте може бути кілька об'єктів досліджень, які логічно пов'язують істоту і мету досліджень. Таким об'єктом стає будь-яке непізнане явище, невідоме раніше науці, або його частина, яка передбачає дослідити ця наука. Часто використовується попередній поділ чого-небудь невідомого (непізаного) на логічно обґрунтовані частини явища. Це використовується як цілком самостійний науковий метод.

Науковий метод пізнання

Науко́вий ме́тод (або Ме́тоди науко́вого дослідження) – сукупність методів встановлення параметрів, структури, інших характеристик досліджуваних об'єктів.

Метод включає в себе способи дослідження феноменів, систематизацію, коригування нових і отриманих раніше знань. Висновки робляться за допомогою правил і принципів міркування на основі емпіричних (спостережуваних і вимірюваних) даних про об'єкт. Базою для отримання даних є спостереження та експерименти. Для

пояснення спостережуваних фактів висуваються гіпотези і будуються теорії, на підставі яких формулюються висновки та припущення. Отримані прогнози перевіряються експериментом або збором нових фактів.

Важливою стороною наукового методу, його невід'ємною частиною для будь-якої науки, є вимога об'єктивності, що виключає суб'єктивне тлумачення результатів. Не повинні прийматися на віру будь-які твердження, навіть якщо вони виходять від авторитетних учених. Для забезпечення незалежної перевірки проводиться документування спостережень, забезпечується доступність для інших вчених всіх вихідних даних, методик і результатів досліджень. Це дозволяє не тільки отримати додаткове підтвердження шляхом відтворення експериментів, але і критично оцінити ступінь адекватності (валідності) експериментів і результатів по відношенню до перевіреної теорії.

Загальнонаукові методи дослідження – емпіричні (експеримент, спостереження, опис) та теоретичні (аналіз, синтез, абстрагування, узагальнення, індукція, дедукція, пояснення, класифікація тощо), а також системний, функціональний, конкретно-соціологічний.

Спеціальні методи дослідження ґрунтуються на вивченні конкретних фізичних та хімічних властивостей речовини й фізичних властивостей та параметрів фізичних полів. До них належать: формально-логічний, порівняльно-правовий та інші методи наукового пізнання.

Теоретичний науковий метод. Теорія (грец. θεωρία, «розгляд, дослідження») – система знань, що має характер передбачення відносно якого-небудь явища. Теорії формулюються, розробляються і перевіряються згідно з науковим методом. Стандартний метод перевірки теорій – пряма експериментальна перевірка («експеримент – критерій істини»). Однак часто теорію не можна перевірити прямим експериментом (наприклад, теорію про виникнення життя на Землі), або така перевірка занадто складна або затратна (макроекономічні та соціальні теорії), і тому теорії часто перевіряються не прямим експериментом, а за наявності характеру передбачення – тобто якщо з неї випливають невідомі / непомічені раніше події, і при пильному спостереженні ці події виявляються, то характер передбачення наявний.

Гіпотеза (від грец. ὑπόθεσις – «основа», «припущення») – недоведене твердження, припущення або здогад.

Як правило, гіпотеза висловлюється на основі ряду спостережень, які її підтверджують, і тому виглядає правдоподібно. Гіпотезу згодом або доводять, перетворюючи її у встановлений факт (див. теорема, теорія), або ж заперечують (наприклад, вказуючи контрприклад), переводячи в розряд помилкових тверджень.

Недоведена і неспростована гіпотеза називається відкритою проблемою.

Закон – вербальне і / або математично сформульоване твердження, яке описує співвідношення, зв'язки між різними науковими поняттями, запропоноване як пояснення фактів і визнане на даному етапі науковим співтовариством таким, що узгоджується з даними. Непереверене наукове твердження називають гіпотезою.

Моделювання – це вивчення об'єкта за допомогою моделей з перенесенням отриманих при цьому знань на оригінал. Види:

Предметне моделювання – створення моделей зменшених копій з певними дублюючими оригінал властивостями.

Уявне моделювання – з використанням уявних образів.

Знакове чи символічне – являє собою використання формул, креслень.

Емпіричний науковий метод

Експеримент (від лат. *experimentum* – проба, досвід) у науковому методі – набір дій і спостережень, які виконуються для перевірки (істинності чи хибності) гіпотези або наукового дослідження причинних зв'язків між феноменами. Експеримент є наріжним каменем емпіричного підходу до знання. Критерій Поппера називає головною відмінністю наукової теорії від псевдонаукової можливість постановки експерименту, передусім такого, який у результаті може спростувати цю теорію.

Експеримент поділяється на такі етапи:

- збір інформації;
- спостереження явища;
- аналіз;
- вироблення гіпотези, щоб пояснити явище;
- розробка теорії, що пояснює феномен, оснований на припущеннях, у ширшому плані.

Наукове дослідження – процес вивчення, експерименту, концептуалізації та перевірки теорії, пов'язаний з отриманням наукових знань.

Види досліджень:

- фундаментальне дослідження, розпочате, головним чином, щоб виробляти нові знання незалежно від перспектив застосування;
- прикладне дослідження.

Спостереження – це цілеспрямований процес сприйняття предметів дійсності. Результати його фіксуються в описах: безпосереднє спостереження – здійснюється без застосування технічних засобів; опосередковане з використанням технічних пристроїв.

Для отримання значущих результатів необхідно багаторазове спостереження.

Вимірювання – це визначення кількісних значень, властивостей об'єкта з використанням спеціальних технічних пристроїв та одиниць вимірювання.

1.2 Визначення поняття життя та фундаментальні властивості живої матерії

Життя – це якісно особлива форма існування матерії, яка являє собою біологічну форму матерії руху.

Пізнання суті життя – одне з основних завдань біології.

Живі тіла, які є на Землі, – це відкриті, саморегульовані й самовідтворювані системи, що складаються з білків, жирів, нуклеїнових кислот, вуглеводів тощо. У живих тілах відбуваються не лише хімічні перетворення і здійснюються складні фізичні процеси. Мають місце якісно нові біологічні (обмін речовин, енергії, інформації) та інші (дискретність, структурність і зменшення ентропії) закономірності неживої природи.

Накопичені знання дозволили стверджувати, що субстратом життя є білок. У світлі сучасних уявлень субстратом життя вважають увесь комплекс речовин, які належать до двох класів біополімерів: білків та нуклеїнових кислот. Всі основні процеси, які характеризують життя, пов'язані з комплексними властивостями цих сполук. Встановлено, що субстратом життя є тільки комплекс різноякісних сполук, окрема молекула не може бути носієм життя.

Характерною рисою субстрату життя є його структурна організація. Живе побудоване з тих же хімічних елементів, що й неживе, але характеризується складністю хімічних сполук. Це зумовлено певною упорядкованістю на молекулярному рівні. Впорядкованість спричиняє все більше комплексів молекулярних і надмолекулярних структур. Впорядкованість у просторі супроводжується упорядкованістю в часі, що забезпечує чітку послідовність процесів у живих системах.

У здатності живого створювати порядок із хаотичного теплового руху молекул полягає найбільш глибока, корінна відміна живого від неживого. Тенденція до упорядкування, до створення порядку із хаосу є не що інше, як протидія зростанню ентропії (В.О. Енгельгардт). Під ентропією розуміють процес розсіювання енергії, який полягає у переході всіх видів енергії у теплову і рівномірному розподілі її між усіма тілами природи. Принципу ентропії підпорядковуються всі тіла неживої природи.

Життя існує у формі відкритих систем. Живі системи безперервно обмінюються з навколишнім середовищем енергією.

Ф. Енгельс в «Діалектиці природи» писав: «Життя є спосіб існування білкових тіл, істотним моментом якого є обмін речовиною і енергією з навколишнім середовищем».

Для практичного застосування корисними є ті визначення, в яких закладені основні властивості, в обов'язковому порядку властиві всім живим формам. Ось одне з них: життя – це макромолекулярна відкрита система, якій властиві ієрархічна організація, здатність до самовідтворення, самозбереження і саморегуляції, обмін речовин, тонко регульований потік енергії. Згідно з цим визначенням життя являє собою ядро впорядкованості, що поширюється в менш упорядкованому Всесвіті.

Життя існує у формі відкритих систем. Це означає, що будь-яка жива форма не замкнута тільки на собі, але постійно обмінюється з навколишнім середовищем речовиною, енергією та інформацією.

Фундаментальні властивості живої матерії

Ці властивості в комплексі характеризують будь-яку живу систему і життя взагалі:

1) самооновлення. Пов'язане з потоком речовини і енергії. Основу обміну речовин складають збалансовані та чітко взаємопов'язані процеси асиміляції (анаболізм, синтез, утворення нових речовин) і дисиміляції (катаболізм, розпад). В результаті асиміляції відбуваються оновлення структур організму і утворення нових його частин (клітин, тканин, частин органів). Дисиміляція визначає розщеплювання органічних сполук, забезпечує клітину пластичною речовиною й енергією. Для утворення нової потрібний постійний приплив необхідних речовин ззовні, а у процесі життєдіяльності (і дисиміляція, зокрема) утворюються продукти, які треба вивести в зовнішнє середовище;

2) самовідтворення. Забезпечує спадкоємність між генераціями біологічних систем, що змінюються. Ця властивість пов'язана з потоками інформації, закладеної у структурі нуклеїнових кислот. У зв'язку з цим живі структури постійно відтворюються і оновлюються, не втрачаючи при цьому схожості з попередніми поколіннями (незважаючи на безперервне оновлення речовини). Нуклеїнові кислоти здатні зберігати, передавати і відтворювати спадкову інформацію, а також реалізовувати її через синтез білків. Інформація, що зберігається на ДНК, переноситься на молекулу білка за допомогою молекул РНК;

3) саморегуляція. Базується на сукупності потоків речовини, енергії та інформації через живий організм;

4) подразливість. Пов'язана з передачею інформації ззовні в будь-яку біологічну систему і відображає реакцію цієї системи на зовнішній подразник. Завдяки тому, що існує подразливість, живі організми здатні вибірково реагувати на умови зовнішнього середовища і витягувати з нього лише необхідне для свого існування. З нею пов'язана саморегуляція живих систем за принципом зворотного зв'язку: продукти життєдіяльності здатні надавати гальмівну або стимулюючу дію на ті ферменти, які були на початку хімічної реакції;

5) підтримка гомеостазу (від гр. *homoios* – «подібний, однаковий» і *stasis* – «нерухомість, стан») – відносність динамічної постійності внутрішнього середовища організму, фізико-хімічних параметрів існування системи;

6) структурна організація – певна впорядкованість, стрункність живої системи. Виявляється у процесі дослідження не лише окремих живих організмів, але і їх сукупностей у зв'язку з довкіллям – біогеоценозів;

7) адаптація – здатність живого організму постійно пристосовуватися до умов існування, що змінюються, в довкіллі. В її основі лежить подразливість і характерні для неї адекватні у відповідь реакції;

8) репродукція (відтворення). Оскільки життя існує у вигляді окремих (дискретних) живих системи (наприклад, клітин), а існування кожної такої системи чітко обмежене в часі, підтримка життя на Землі пов'язана з репродукцією живих систем. На молекулярному рівні відтворення здійснюється завдяки матричному синтезу, нові молекули утворюються за програмою, закладеною у структурі (матриці) раніше існуючих молекул;

9) спадковість. Забезпечує спадкоємність між поколіннями організмів (на основі потоків інформації). Тісно пов'язана з ауторепродукцією життя на молекулярному, субклітинному і клітинному рівнях. Завдяки спадковості з покоління в покоління передаються ознаки.

10) мінливість – властивість, протилежна до спадковості. За рахунок мінливості жива система набуває ознак, раніше їй невластивих. У першу чергу мінливість пов'язана з помилками при репродукції: зміни у структурі нуклеїнових кислот призводять до появи нової спадкової інформації. З'являються нові ознаки і властивості. Якщо вони корисні для організму в даному місці існування, то вони підхоплюються і закріплюються природним відбором. Створюються нові форми і види. Таким чином, мінливість створює передумови для видоутворення і еволюції;

11) індивідуальний розвиток (процес онтогенезу) – втілення початкової генетичної інформації, яка закладена у структурі молекул ДНК (тобто в генотипі), в робочі структури організму. У ході цього процесу виявляється така властивість, як здатність до зростання, що виражається у збільшенні маси тіла і його розмірів. Цей процес базується на репродукції молекул, розмноженні, зростанні та диференціюванні клітин і інших структур і т.ін.;

12) філогенетичний розвиток (закономірності його встановлені Ч. Р. Дарвіном). Базується на прогресивному розмноженні, спадковості, боротьбі за існування і відборі. У результаті еволюції з'явилася величезна кількість видів. Прогресивна еволюція пройшла ряд рівнів. Це доклітинні, одноклітинні й багатоклітинні організми аж до людини.

При цьому онтогенез людини повторює філогенез (тобто індивідуальний розвиток проходить ті ж етапи, що і еволюційний процес);

13) дискретність (уривчастість) і в той же час цілісність. Життя представлене сукупністю окремих організмів, або особин. Кожен організм, у свою чергу, також дискретний, оскільки складається із сукупності органів, тканин і клітин. Кожна клітина складається з органел, але в той же час є автономною. Спадкова інформація здійснюється генами, але жоден ген окремо не може визначати розвиток тієї чи іншої ознаки.

1.3 Рівні організації живої матерії

Жива природа – це цілісна, але неоднорідна система, якій властива ієрархічна організація. Ієрархічною називається така система, в

якій частини (чи елементи цілого) розташовані в порядку від вищого до нижчого. Ієрархічний принцип організації дозволяє виділити в живій природі окремі рівні, що дуже зручно при вивченні життя як складного природного явища. Можна виділити три основні ступені живого: мікросистеми, мезосистеми і макросистеми.

Мікросистеми (доорганізменний ступінь) включають молекулярний (молекулярно-генетичний) і субклітинний рівні.

Мезосистеми (організменний ступінь) включають клітинний, тканинний, органний, системний, організменний (організм як єдине ціле), або онтогенетичний рівні.

Макросистеми (надорганізменний ступінь) включають популяційно-видовий, біоценотичний і глобальний рівні (біосферу в цілому). На кожному рівні можна виділити елементарну одиницю і явище.

Елементарна одиниця(ЕО) – це структура (чи об'єкт), закономірні зміни якого (елементарні явища, ЕЯ) складають її внесок у розвиток життя на даному рівні.

Ієрархічні рівні:

1) *молекулярно-генетичний рівень.* ЕО представлена геном. Ген – це ділянка молекули ДНК (а у деяких вірусів – молекули РНК), яка відповідальна за формування декількох або однієї ознаки. Інформація, закладена в нуклеїнових кислотах, реалізується за допомогою матричного синтезу білків;

2) *субклітинний рівень.* ЕО представлена якою-небудь субклітинною структурою, тобто органелою, яка виконує властиві їй функції і робить свій внесок у роботу клітини в цілому;

3) *клітинний рівень.* ЕО – це клітина, яка являється самостійно функціонуючою елементарною біологічною системою. Тільки на цьому рівні можливі реалізація генетичної інформації та процеси біосинтезу. Для одноклітинних організмів цей рівень співпадає з організмом. ЕЯ – це реакції клітинного метаболізму, що становлять основу потоків енергії, інформації і речовини;

4) *тканинний рівень.* Сукупність клітин з однаковим типом організації складає тканину(ЕО). Рівень виник із появою багатоклітинних організмів з більш чи менш диференційованими тканинами. Тканина функціонує як єдине ціле і має властивості живого;

5) *органний рівень.* Утворений спільно з функціонуючими клітинами, що відносяться до різних тканин(ЕО). Всього чотири основні тканини входять до складу органів багатоклітинних організмів, шість основних тканин утворюють органи рослин;

6) *організмений (онтогенетичний) рівень*. ЕО – це особина в її розвитку від моменту народження до припинення її існування в якості живої системи. ЕЯ – це закономірні зміни організму в процесі індивідуального розвитку (онтогенезу). У процесі онтогенезу в певних умовах середовища відбувається втілення спадкової інформації у біологічні структури, тобто на основі генотипу особини формується її фенотип;

7) *популяційно-видовий рівень*. ЕО – це популяція, тобто сукупність особин (організмів) одного виду, що населяють одну територію і вільно схрещуються між собою. Популяція має генофонд, тобто сукупність генотипів усіх особин. Дія на генофонд елементарних еволюційних чинників (мутацій, коливань чисельності особин, природного відбору) призводить до еволюційно значущих змін;

8) *біоценотичний (екосистемний) рівень*. ЕО – біоценоз, тобто історично стійке співтовариство популяцій різних видів, пов'язаних між собою і з навколишньою неживою природою обміном речовин, енергії і інформації (кругообігом), що і являють собою ЕЯ;

9) *біосферний (глобальний) рівень*. ЕО – біосфера (область поширення життя на Землі), тобто єдиний планетарний комплекс біогеоценозів, різних за видовим складом і характеристиками абіогенетичної (неживої) частини. Біогеоценози обумовлюють всі процеси, що протікають у біосфері;

10) *ноосферний рівень*. Це нове поняття було сформульоване академіком В. І. Вернадським. Він заснував вчення про ноосферу як сферу розуму. Це складова частина біосфери, яка змінена завдяки діяльності людини.

1.4 Клітина – елементарна біологічна система

Клітина – це структурна одиниця живих організмів, що є певним чином диференційованою ділянкою цитоплазми, оточеною клітинною мембраною. Функціонально клітина є основною одиницею життєдіяльності організмів.

Передумовами створення клітинної теорії були винаходи і удосконалення мікроскопа і відкриття клітин (1665 р., Р. Гук – у процесі вивчення зрізу кори пробкового дерева, бузини та ін.). Роботи відомих мікроскопістів : М. Мальпігі, Н. Грю, А. ван Левенгука – дозволили побачити клітини рослинних організмів. А. ван Левенгук виявив у воді одноклітинні організми. Спочатку вивчалася клітинне ядро. Р. Браун описав ядро рослинної клітини. Я. Е. Пуркін'є ввів

поняття протоплазми – рідкого драглистого клітинного вмісту. Німецький ботанік М. Шлейден першим дійшов висновку, що у будь-якій клітині є ядро. Засновником КТ вважається німецький біолог Т. Шванн (спільно з М. Шлейденом), який в 1839 р. опублікував працю «Мікроскопічні дослідження про відповідність у структурі і зростанні тварин і рослин».

Положення:

1) клітина – головна структурна одиниця усіх живих організмів (як тварин, так і рослинних);

2) якщо у будь-якому утворенні, яке видмінним під мікроскопом, є ядро, то його можна вважати клітиною;

3) процес утворення нових клітин обумовлює зростання, розвиток, диференціювання рослинних і тваринних клітин.

Доповнення у клітинну теорію вніс німецький вчений Р. Вирхов, який в 1858 р. опублікував свою працю «Целлюлярна патологія». Він довів, що дочірні клітини утворюються шляхом ділення материнських клітин: кожна клітина з клітини. У кінці ХІХ ст. були виявлені мітохондрії, комплекс Гольджи, пластиди в рослинних клітинах. Після фарбування клітин, що діляться, спеціальними барвниками були виявлені хромосоми.

Сучасні положення КТ

1. Клітина – основна одиниця будови і розвитку усіх живих організмів, є найменшою структурною одиницею живого.

2. Клітини усіх організмів (як одно-, так і багатоклітинних) схожі за хімічним складом, будовою, основними проявами обміну речовин і життєдіяльності.

3. Розмноження клітин відбувається шляхом їх поділу (кожна нова клітина утворюється при поділі материнської клітини); у складних багатоклітинних організмах клітини мають різні форми і спеціалізовані відповідно до виконуваних функцій. Схожі клітини утворюють тканини; із тканин складаються органи, які утворюють системи органів, вони тісно взаємопов'язані й підпорядковані нервовим і гуморальним механізмам регуляції (у вищих організмів).

Значення клітинної теорії

Отже, клітина – найважливіша складова живих організмів, їх головний морфофізіологічний компонент. Клітина – це основа багатоклітинного організму, місце протікання біохімічних і фізіологічних процесів в організмі. На клітинному рівні зрештою відбуваються усі біологічні процеси.

Клітинна теорія дозволила зробити висновок про схожість хімічного складу усіх клітин, загальний план їх будови, що підтверджує філогенетичну єдність всього живого світу.

Клітини існують і як самостійні організми, і входять до складу багатоклітинних організмів. Бактерії, багато видів водоростей (хлорела, хламідомонада), нижчих грибів (мукор, дріжджі) і найпростіші тварини (амеба, евглена зелена, інфузорії тощо) складаються з однієї клітини. Ця клітина виконує всі функції живого організму – живлення, руху, розмноження тощо. Тіло більшості видів рослин і тварин складається з величезної кількості клітин, які спеціалізуються на виконанні окремих функцій. Ці клітини утворюють різні тканини.

Хоча клітини (рослин, тварин і грибів) мають різну будову і виконують різні функції, вони мають багато спільних морфологічних особливостей (сформоване ядро, подібний набір органел) і подібних функціональних властивостей (біосинтез білків, використання і перетворення енергії, процеси розмноження).

Клітини різняться за розмірами, формою, особливостями організації, функціями. За формою клітини бувають: циліндричні й кубічні (епітеліальні тканини), дископодібні (еритроцити), кулясті (яйцеклітини), видовжені та веретеноподібні (м'язові), зірчасті (нервові) тощо. Серед клітин трапляються і такі, що не мають сталої форми. Це так звані амебоїдні клітини (наприклад, лейкоцити).

Більшість клітин багатоклітинного організму мають розміри від 10 до 100 мкм, а найдрібніші – 2–4 мкм. Великі розміри мають деякі рослинні клітини з великими вакуолями в цитоплазмі: клітини м'якоті кавуна, лимона (їх можна бачити неозброєним оком). Дуже великі розміри (до кількох сантиметрів у діаметрі) мають яйцеклітини птахів і деяких риб. Розміри клітин тваринних організмів не залежать від розмірів їхнього тіла. Наприклад, клітини печінки коня і миші мають майже однакові розміри. Відростки нервових клітин іноді досягають одного і більше метрів. Кількість клітин в організмі зазвичай дуже велика. Лише окремі багатоклітинні організми мають невелику кількість клітин. Наприклад, такі порівняно великі організми, як коловертки, складаються лише з 400 клітин.

У хребетних тварин і людини найчисленнішими є клітини крові й головного мозку. Невеликі розміри і значна кількість клітин створюють у багатоклітинних організмів величезну поверхню, що важливо для забезпечення швидкого обміну речовин.

Зовнішня клітинна мембрана. Зовні клітина вкрита плазматичною мембраною, або зовнішньою клітинною мембраною, завтовш-

ки близько 6–10 нм. Це щільна плівка з ліпідів (в основному фосфоліпідів) і білків. Молекули ліпідів розташовані упорядковано – перпендикулярно до поверхні, у два шари так, що ті частини їхньої молекули, які активно взаємодіють з водою (гідрофільні), спрямовані назовні, а частини молекули, які інертні до води (гідрофобні), – всередину мембрани. Молекули білка на поверхні ліпідного каркаса розташовані з обох його боків не суцільним шаром.

Частина молекул білків частково занурена у ліпідний шар, а деякі з них пронизують його наскрізь, утворюючи ділянки, крізь які проникає вода. Ці білки виконують різні функції: одні з них – ферменти, інші – транспортні, які переносять потрібні речовини з навколишнього середовища в цитоплазму і у зворотному напрямку. До молекул ліпідів і білків плазматичної мембрани приєднуються молекули полісахаридів і утворюють тонкий (завтовшки у декілька десятків нанометрів) поверхневий шар клітинної стінки. Його називають глікокаліксом. Він виявлений практично в усіх тваринних клітинах, але ступінь його вираження різний. Глікокалікс забезпечує безпосередній зв'язок клітини із зовнішнім середовищем. У ньому відбувається позаклітинне травлення і розміщені клітинні рецептори.

Однією з основних властивостей біологічної мембрани є її вибіркова проникність (напівпроникність) – деякі речовини проникають крізь неї важко, інші – легко і навіть у бік вищої концентрації. Так, для більшості клітин концентрація іонів Na^+ всередині клітини значно нижча, ніж у навколишньому середовищі. Для іонів K^+ характерне протилежне співвідношення: їх концентрація всередині клітини вища, ніж зовні. Тому іони Mg^+ завжди намагаються проникнути у клітину, а іони K^+ – вийти назовні. Вирівнюванню концентрацій цих іонів перешкоджає особлива система клітинної мембрани, яка виконує роль насоса, що відкачує іони з клітини й одночасно накачує іони K^+ всередину (так званий натрій-калієвий насос).

У разі активного видалення іонів Mg^+ з клітини створюються умови для надходження глюкози та амінокислот всередину неї.

У багатьох клітин поглинання речовин відбувається також шляхом фагоцитозу і піноцитозу. Під час фагоцитозу гнучка зовнішня мембрана утворює невеликі заглиблення, куди потрапляє захоплювана тверда часточка. Це заглиблення поступово збільшується, глибшає, часточки, які потрапили в нього, занурюються всередину клітини, й утворюється ендоцитозний пухирець (фагосома, харчова вакуоля). З ним зливається первинна лізосома (що містить

неактивовані ферменти), й утворюється вторинна лізосома, або травна вакуоля (гетерофагосома). Злиття супроводжується активацією ферментів і відбувається розщеплення. Продукти розщеплення вбираються і засвоюються цитоплазмою клітини. Рештки виводяться назовні шляхом екзоцитозу. Явище фагоцитозу властиве амебам і деяким іншим найпростішим, а також лейкоцитам (фагоцитам). Аналогічно відбувається і поглинання клітинами рідин, які містять потрібні клітині речовини. Це явище було названо *піноцитозом* (гр. *pino* – п'ю, *kytos* – порожнина).

Зовнішні мембрани різних клітин істотно відрізняються як за хімічним складом власних ліпідів і білків, так і за відносним їх вмістом. Саме ці особливості визначають різноманітність фізіологічної активності мембран різних клітин та їхню роль у життєдіяльності клітин і тканин. Із зовнішньою мембраною пов'язана ендоплазматична сітка клітини. За допомогою зовнішніх мембран здійснюються різні типи міжклітинних контактів, тобто зв'язок між окремими клітинами. Багатьом типам клітин властива наявність на їхній поверхні великої кількості виступів, складок, мікроворсинок. Вони значно збільшують площу поверхні, прискорюють обмін речовин та зміцнюють зв'язки окремих клітин між собою.

Цитоплазма. Внутрішній вміст клітини (протоплазма) поділяється на цитоплазму і ядро. Цитоплазма є основною за об'ємом частиною клітини. За фізичними властивостями це напіврідка маса колоїдної структури, в якій містяться органели клітини мембранної (ендоплазматична сітка, мітохондрії, пластиди, комплекс Гольджі, лізосоми) і немембранної (рибосоми, центріолі клітинного центру) будови. Агрегатний стан цитоплазми може бути різним: рідким – золь і в'язким – гель. За хімічним складом цитоплазма досить складна.

Під оптичним мікроскопом у цитоплазмі не вдається розгледіти жодних структур, і вона здається однорідною. За допомогою електронного мікроскопа було встановлено, що в цитоплазмі всіх клітин тваринного і рослинного походження є складна система мембран, які часто розміщуються паралельно одна одній. Ця система мембран дістала назву *ендоплазматичної сітки*. Мембрани завтовшки 6–8 нм мають ліпідно-білкову природу і за структурою подібні до зовнішньої мембрани клітини. Вони обмежують дуже розгалужену взаємозв'язану систему каналців, щілин і міхурців, яка сполучає різні ділянки клітини. Діаметр порожнини каналців – 25–30 нм. Мембрани ендоплазматичної сітки безпосередньо пов'язані з мембранами комплексу Гольджі. З мембран ендоплазматичної сітки утворюється

оболонка ядра після поділу клітини. Зовнішня оболонка ядра є продовженням мембрани ендоплазматичної сітки і навколоядерний простір сполучений із простором ендоплазматичної сітки.

Ендоплазматичні мембрани бувають двох типів: гладенькі (агранулярні) і шорсткі (гранулярні). Стінки останніх несуть на собі багато рибосом. Ендоплазматична сітка збільшує внутрішню поверхню клітини, що важливо для процесів обміну, бере активну участь у біосинтезі білків, жирів і вуглеводів, транспортує хімічні речовини в різні ділянки клітини.

Крім ендоплазматичної сітки, в цитоплазмі є структури немембранної будови – мікротрубочки. Це тоненькі ниткоподібні структури завтовшки 15–20 нм, до складу яких входять скоротливі білки. Вони утворюють нитки ахроматинового веретена під час мітозу, входять до складу клітинного центру, а також війок і джгутиків клітини. Вважають, що мікротрубочки мають значення для підтримання форми клітини (цитоскелет), а також забезпечують внутрішньоклітинний рух (пересування хромосом) і рух клітини загалом за допомогою джгутиків і війок.

Крім мікротрубочок, до складу цитоскелета клітини еукаріотів входять мікрофіламенти та проміжні філаменти. Мікрофіламенти складаються в основному з білка актину і трапляються в усіх клітинах еукаріотів. Вони входять до складу м'язових волокон та спеціальних клітинних компонентів (мікрворсинок), утворюючи пучки в цитоплазмі рухливих клітин тварин. У багатьох рослинних клітинах і клітинах нижчих грибів вони розміщені в шарах рухливої цитоплазми. У клітині вони або є частиною скоротливого апарату, або беруть участь у формуванні жорстких скелетних структур, або утворюють жорстку фібрилярну сітку. Проміжні філаменти побудовані з фібрилярних білків. Це справжня опорна система клітин, що зазнають значних фізичних навантажень (епітеліальні клітини). В аксонах проміжні філаменти (нейрофіламенти) створюють жорстку основу, яка забезпечує гнучкість і цілісність тонких цитоплазматичних відростків нервових клітин. У смугастих м'язах проміжні філаменти входять до складу зет-дисків.

Рибосоми також було виявлено лише за допомогою електронного мікроскопа. Рибосома – органела сферичної форми діаметром 15–20 нм, що складається з молекул рибонуклеїнової кислоти (4 молекули: одна в малій і три у великій субодиницях у еукаріотів, у прокариотів відповідно 1 і 2) і білка. Кожна рибосома має дві неоднакові субодиниці (субчастинки) – велику і малу. Форма і конфігу-

рація рибосом різних організмів і клітин (прокаріотів і еукаріотів) напрочуд подібні, хоча й різняться в деталях. Утворюються рибосоми в ядерцях у вигляді окремих субодиниць. Субодиниці об'єднуються в рибосому поза ядром. Мала рибосомальна субодиниця має активну ділянку для приєднання матричної і транспортної РНК, а велика – для синтезу поліпептидного ланцюга. Частина рибосом сполучена з мембранами ендоплазматичної сітки (шорстка ЕПС), інша – розміщена в цитоплазмі. Основною функцією рибосом є матричний синтез білків, під час якого рибосоми зв'язують і утримують компоненти білоксинтезуючої системи, виконують каталітичні функції і трансляцію. Особливо багато рибосом у клітинах тканин, які швидко ростуть.

Мітохондрії – органели клітин, які добре видно під оптичним мікроскопом. Вони мають форму паличок, зерен, ниток розміром від 0,5 до 5 мкм. Мітохондрії нервових клітин мають довжину до 20 мкм.

Вони є в усіх клітинах, за винятком бактерій і синьозелених водоростей. Кількість мітохондрій у клітинах є різною – від однієї (у деяких водоростей) до тисячі (печінка). Виявлено, що за певних умов (наприклад, під час голодування) число мітохондрій може зменшуватися. Спостерігаючи під мікроскопом за живими клітинами, можна побачити, що мітохондрії переміщуються в цитоплазмі, можуть утворювати скупчення. У цитоплазмі мітохондрії розмножуються шляхом поділу, можуть також утворюватись внаслідок перетворення мембран ендоплазматичної сітки.

Під електронним мікроскопом було виявлено, що мітохондрії вкриті двома мембранами (зовнішньою і внутрішньою), простір між якими заповнений рідиною. Зовнішня мембрана гладенька. Внутрішня мембрана робить впинання або складки всередину мітохондрії – кристи (лат. *crista* – гребінь, виріст), які збільшують внутрішню поверхню. У більшості мітохондрій вони розміщені в поперечному напрямку, деякі з них розгалужені. Кількість крист у мітохондріях різних клітин неоднакова: їх може бути від кількох десятків до кількох сотень, причому особливо багато їх у мітохондріях клітин, які активно функціонують. Внутрішня порожнина мітохондрії заповнена напіврідкою речовиною. В ній містяться рибосоми, РНК і ДНК. На поверхні крист розміщена велика кількість ферментів, які забезпечують перебіг складних біохімічних реакцій. Функція мітохондрій полягає в тому, що в них відбуваються окисно-відновні процеси, внаслідок яких розщеплюються вуглеводи, амінокислоти та інші органічні сполуки. При цьому вивільняється енергія, яка акумулює-

ється шляхом утворення фосфатних зв'язків в аденозинтрифосфорній кислоті — АТФ. Завдяки здатності до нагромадження АТФ мітохондрії є своєрідними акумуляторами енергії клітини. Синтезована в мітохондріях АТФ вільно виходить у цитоплазму й далі прямує до ядра та органел клітини, де в міру потреби розщеплюється і забезпечує їх енергією.

Крім АТФ, у мітохондріях синтезуються власні білки, РНК і ДНК.

Комплекс Гольджі, або внутрішній сітчастий апарат, під оптичним мікроскопом має форму сітки або зігнутих паличкоподібних тілець, розміщених навколо ядра. Зустрічається в усіх клітинах тварин і рослин. Особливо добре його видно в нервових клітинах. Під електронним мікроскопом виявлено, що ця органела утворена гладенькими мембранами, які розміщені паралельно одна одній і утворюють систему трубочок з міхурцями різного розміру на кінцях. Розміри дрібних міхурців — 20–30 нм, великих — до 2000 нм.

Основна функція комплексу Гольджі — виведення синтезованих клітиною речовин. Ці речовини транспортуються по каналцях ендоплазматичної сітки і нагромаджуються у міхурцях комплексу Гольджі. Звідси вони або виводяться із клітини назовні, або використовуються у процесі життєдіяльності клітин. У комплексі також відбувається концентрування речовин (наприклад, барвників), які надходять у клітину ззовні і мають бути виведені з неї. Крім того, комплекс Гольджі бере участь у синтезі тих хімічних сполук, з яких будується клітинна мембрана.

Лізосоми — дрібні, видимі тільки під електронним мікроскопом органели діаметром близько 1 мкм. Вони вкриті щільною мембраною і містять до 40 різних ферментів, здатних розщеплювати білки, жири і вуглеводи. Кількість лізосом у клітинах є різною. Особливо багато їх (до кількох сотень) у клітинах, здатних до фагоцитозу. Функція лізосом полягає у перетравленні речовин, які потрапили у клітину у процесі фаго- або піноцитозу, а також у руйнуванні окремих органел або клітини у разі її відмирання. Це відбувається внаслідок руйнування оболонки лізосом і вивільнення з неї ферментів. Іноді ферменти лізосом беруть участь у руйнуванні міжклітинної речовини, а також цілих органів. Наприклад, під дією ферментів лізосом відбувається розсмоктування хвоста у пуголовків жаби у процесі метаморфозу. Утворення нових лізосом пов'язане з міхурцями комплексу Гольджі.

Клітинний центр (центросома) – органела, видима під оптичним мікроскопом у клітинах тварин, найпростіших та деяких рослин. Розміщена переважно біля ядра. Складається з 1–2, а іноді більше центріолей, оточених щільним шаром цитоплазми – центросферою. Центріоль має форму циліндра завдовжки 0,2–0,3 мкм і діаметром 0,1–0,15 мкм. Стінка циліндра складається з 9 пар мікротрубочок, утворених фібрилами.

Центросома визначає орієнтацію веретена поділу клітини між центріолями, які розходяться до полюсів клітини, і бере участь у розходженні хромосом до полюсів. З нею пов'язана здатність деяких клітин до активного руху. Це підтверджується тим, що в основі джгутиків або війок рухливих клітин (найпростіші, сперматозоони) містяться утвори такої самої структури, як і центросоми. У вищих рослин центросом немає. Веретено поділу формується з речовин ядра і цитоплазми клітини.

Органели руху. Клітини можуть переміщуватися за допомогою спеціальних органел, до яких належать війки і джгутики. Війки клітин завжди численні (у найпростіших їх кількість досягає сотень і тисяч), а довжина становить 10–15 мкм. Джгутиків найчастіше буває 1–8, їх довжина становить 20–50 мкм. Будова війок і джгутиків клітин як рослинних, так і тваринних організмів подібна. За допомогою електронного мікроскопа виявлено, що уздовж них проходять мікротрубочки, дві з яких розміщені в центрі, а навколо них по периферії лежить ще 9 пар мікротрубочок. Уся ця структура вкрита цитоплазматичною мембраною, що є продовженням клітинної мембрани. Рух джгутиків і війок забезпечує не тільки пересування клітин у просторі, а й переміщення різних речовин по поверхні клітин та надходження харчових грудочок у клітину. Біля основи війок і джгутиків розміщені базальні тільця (гомолог центріолі), які також складаються з мікротрубочок. Вважають, що базальні тільця є центром формування мікротрубочок джгутиків і війок. Базальні тільця, у свою чергу, нерідко беруть початок від клітинного центру.

Велика кількість одноклітинних організмів і деякі клітини багатоклітинних не мають спеціалізованих органел руху і переміщуються за допомогою псевдоніжок (псевдоподії). Переміщення за допомогою псевдоніжок дістало назву амебоїдного руху. В його основі лежить рух молекул скоротливих білків.

Клітини тварин (за невеликим винятком – еритроцити) і рослин мають ядро. В більшості клітин є одне ядро, рідше трапляються дво- і багатоядерні клітини. Багатоядерними є клітини деяких видів

найпростіших, а також клітини печінки, мозку і м'язів людини. Вони часто виникають внаслідок злиття кількох клітин в одну. Форма ядра здебільшого залежить від форми та розмірів клітини. Зазвичай у кулястих клітинах ядро має округлу форму, у видовжених м'язових клітинах ядро також видовжене. У деяких клітинах ядра можуть мати неправильну форму, наприклад, у лейкоцитів підковоподібні або лапчасті ядра. Форма ядра може змінюватися з віком клітини й залежить від її функціонального стану. Розміри ядра найчастіше коливаються від 2 до 20 мкм. Для кожного типу клітин існує певне ядерно-плазматичне співвідношення, порушення якого призводить до поділу клітини або її загибелі.

Ядро інтерфазної клітини вкрите двома цитоплазматичними мембранами, які відсутні лише в період мітотичного поділу. Зовнішня мембрана ядра часто переходить у мембрани ендоплазматичної сітки і простір між двома ядерними мембранами сполучається з її каналом.

В ядерних мембранах є пори діаметром 80–100 нм. Крізь них відбувається обмін між ядром і цитоплазмою.

Вміст ядра називають ядерним соком (каріоплазмою). У ньому міститься 1–2 ядерця й особлива речовина – хроматин. Ця речовина добре фарбується ядерними барвниками. У прокаріотів хроматин складається лише з молекул ДНК, а в еукаріотів – із ДНК, основних низькомолекулярних білків (гістонів), невеликої кількості кислих білків та РНК. В інтерфазному ядрі, тобто в період між поділами клітин, хроматин (інтерфазна хромосома) перебуває у вигляді дрібної дифузної зернистості (еухроматин) або тонких ниток і щільних зерен різного розміру (гетерохроматин). Співвідношення еухроматину та гетерохроматину залежить від активності процесів у клітині. Чим інтенсивніше відбуваються різноманітні процеси синтезу в клітині, тим більше в них еухроматину, і навпаки. У процесі мітозу в результаті конденсації і скорочення тонких ниток та злиття окремих грудочок хроматину формуються паличкоподібні хромосоми. В період інтерфази в ядрі клітини відбуваються складні процеси біосинтезу ДНК, яка входить до складу хроматину, а також синтез РНК.

Ядерця мають розміри 0,5–1,0 мкм, містять велику кількість РНК і білка. Вони є місцем синтезу рибосомальної і транспортної РНК, ядерних білків та рибосом. Під час мітозу ядерця зникають, а потім формуються знову в тілофазі. Утворення їх пов'язане з функціонуванням певних ділянок хромосом (ядерцевих організаторів), специфічних для кожного виду.

Ядро – це не просто важлива частина клітини, а центр керування її життєвими процесами – обміном речовин, рухом, розмноженням. В ядрі зосереджена основна маса ДНК, яка є носієм спадкової (генетичної) інформації, тобто ядро виконує функцію зберігання інформації про всі ознаки організму, а під час поділу клітини передає її дочірнім клітинам. Позбавлені ядра клітини (наприклад, еритроцити людини) мають порівняно коротку тривалість життя і не здатні до подальшого поділу і відновлення своєї цілісності в разі пошкодження.

Хімічні сполуки клітини

Подібність елементарного хімічного складу клітин усіх організмів свідчить про єдність живої природи. Водночас у живих організмах не виявлено жодного хімічного елемента, який би траплявся в тілах неживої природи. Цим підтверджується спільність живої і неживої природи.

Найбільшим є вміст у клітині чотирьох елементів: кисню (65–70 %), вуглецю (15–18 %), водню (8–10 %), азоту (2–3 %). Це органігенні елементи. Разом їх вміст становить 95–98 % загальної маси живого організму. Вміст у живому організмі таких елементів, як кальцій, калій, фосфор, сірка, силіцій, натрій, хлор, магній, залізо, становить десяти частки відсотка. Перелічені хімічні елементи належать до макроелементів. Кобальт, цинк, мідь, манган, хром, бром, бор, йод, літій, радій містяться у дуже малих кількостях (менше 0,01 %). Їх називають мікроелементами. Важливість того чи іншого хімічного елемента для живих істот визначається не його кількістю. Багато мікроелементів входить до складу ферментів, гормонів та інших життєво важливих сполук, які впливають на процеси розмноження, кровотворення та ін. Наприклад, цинк входить до складу молекули інсуліну; кобальт – до складу ціанкобаламіну (вітаміну B₁₂) тощо.

Усі живі організми у значній мірі відрізняються від навколишньої неорганічної природи за кількісним хімічним складом. Наприклад, вуглецю у рослинах міститься близько 18 %, у ґрунті – менше 1 %, а силіцію, навпаки, у рослинах – 0,15 %, а у ґрунті – 33 %. Великий вміст вуглецю у складі живих організмів пов'язаний з наявністю у них вуглецевмісних сполук, які називають органічними.

У деяких живих організмах нагромаджуються певні хімічні елементи. Так, у водоростях нагромаджується йод, у жовтку – літій, у болотній рясці – радій тощо.

Вода та інші неорганічні речовини

Із неорганічних сполук у клітині найбільше води. Чим вища інтенсивність обміну речовин у тій чи іншій тканині, тим більше вона містить води. В ембріона людини у віці 1,5 місяця вода становить 97,5 %, у восьмимісячного – 83, у немовляти – 74, у дорослої людини в середньому 66 %. Вміст води в різних органах і тканинах людського організму також різний. Так, мозок дорослої людини містить 86 %, печінка – 70, кістки – 20 % води.

З віком вміст води у тканинах зменшується. Вода виконує у клітинах багато функцій: збереження об'єму, забезпечення пружності клітин, розчинення різних хімічних речовин. Крім того, вода – це середовище, в якому відбуваються всі хімічні процеси. Вона безпосередньо бере участь в усіх хімічних реакціях. Так, розщеплення жирів, вуглеводів та інших органічних сполук відбувається в результаті хімічної взаємодії їх з водою. Завдяки високій теплоємності вода захищає цитоплазму від різких коливань температури, сприяє терморегуляції клітин і організму. Частина молекул води (~15 %) у клітинах перебуває у зв'язаному з білковими молекулами стані. Вони ізолюють білкові молекули одну від одної в колоїдних розчинах.

Багато органічних речовин клітини (*ліпіди*) мають низьку розчинність у воді. Молекули води слабо притягуються до цих речовин, тому вони, становлячи основу клітинної мембрани, обмежують проникнення води з клітини у внутрішнє середовище і навпаки.

Мінеральні солі у великій кількості містяться у клітинах опорних органів – черепашок, хітинових панцирів, кісток. У цитоплазмі інших клітин багато солей перебуває в дисоційованому стані у вигляді катіонів і аніонів – K^+ , Na^+ , Ca^{2+} , Cl^- , HCO_3^- , $H_2PO_4^-$ та ін.

Вміст у клітині катіонів має велике значення для її функціонування. Від концентрації солей залежить надходження води у клітину, бо клітинна мембрана є прониклою для молекул води і непрониклою для багатьох великих молекул та іонів. Якщо в навколишньому середовищі міститься менше іонів, ніж у цитоплазмі клітини, то відбувається надходження води у клітину до вирівнювання концентрації солей (осмос).

Наявність солей у цитоплазмі визначає її буферні властивості – здатність підтримувати стаке значення рН (близьке до нейтральної реакції), хоча у процесі обміну речовин безперервно утворюються кислотні й основні продукти.

Будова і біологічні функції органічних речовин, які входять до складу клітини. Різні клітини можуть дуже різнитися за вмістом ор-

ганічних речовин. У перерахунку на суху масу в клітинах міститься ліпідів – 5–15 %, білків – близько 10–12, вуглеводів – 0,2–2,0, нуклеїнових кислот – 1–2 % маси клітини. Більшість органічних сполук має довгі молекули (полімери), складені з ланцюгів простіших молекул (однорідних або різнорідних мономерів).

Вуглеводи у великій кількості містяться в рослинних клітинах. У деяких плодах, насінні, бульбах вміст їх іноді досягає 90 %. У тваринних клітинах вуглеводів значно менше – до 5 %. Прості вуглеводи називають моносахаридами, складні – полісахаридами. З моносахаридів у організмах зустрічаються пентози (цикли з 5 атомів вуглецю) і гексози (цикли з 6 атомів вуглецю). Серед пентоз найважливішими є рибоза (складова частина РНК) і дезоксирибоза (складова частина ДНК). Серед гексоз – глюкоза і фруктоза. Вони містяться в багатьох плодах і в меду і зумовлюють солодкий смак їх. Глюкоза є і в крові людини (близько 0,12 %). Цей вуглевод – основний енергетичний матеріал для всіх клітин.

Полісахариди утворюються у процесі полімеризації двох або кількох моносахаридів. Серед дисахаридів найпоширеніші сахароза (складається з молекул глюкози і фруктози) і лактоза, або молочний цукор (складається з молекул глюкози і галактози). З полімерів у природі найчастіше зустрічаються крохмаль, целюлоза, або клітковина (у рослин), і глікоген (у тварин). Загальна їх формула – $(C_6H_{10}O_5)_n$, а мономером цих полісахаридів є глюкоза. Наприклад, кожна молекула клітковини утворена ланцюгом із 150–200 молекул глюкози.

Вуглеводи – своєрідне “паливо” для живої клітини: окислюючись, вони вивільняють хімічну енергію (1г – 17,6 кДж), яка витрачається клітиною на всі процеси життєдіяльності. У рослин вуглеводи виконують і будівельні функції: з них утворюються оболонки клітин. У тварин і грибів у будові клітин бере участь азотовмісний полісахарид – хітин.

Ліпіди – це низькомолекулярні речовини з гідрофобними властивостями. Разом з білками і вуглеводами це основні компоненти всіх видів клітин. У різних органах і тканинах вміст ліпідів є неоднаковим. Особливо багато їх у нервовій тканині, серці, печінці, нирках, крові, насінні і плодах деяких рослин.

За хімічною будовою ліпіди досить різноманітні. До складу їхніх молекул входять вищі жирні кислоти, спирти, альдегіди, азотисті основи, амінокислоти, аміноспирти, вуглеводи, фосфорна кислота та ін. Між цими сполуками можуть утворюватися зв'язки: ефірні,

складноефірні, глікозидні, амідні, фосфоефірні тощо. Класифікація ліпідів дуже складна у зв'язку зі складністю будови молекул цих речовин та їх різноманітністю. Нині всі ліпіди прийнято поділяти на *нейтральні (жири) і фосфоліпіди*.

Нейтральні ліпіди – це похідні вищих жирних кислот і трьохатомного спирту гліцерину. Як і вуглеводи, жири використовуються як джерело енергії: під час розщеплення одного грама жиру виділяється 38,9 кДж енергії. Підшкірний жир виконує важливу теплоізоляційну функцію, а також сприяє зменшенню впливу ударів та поштовхів. Для тварин, які впадають у сплячку, жири забезпечують організм необхідною енергією, оскільки поживні речовини ззовні в цей час не надходять.

Фосфоліпіди – найбільша частина ліпідів, які входять до складу клітинних мембран. Якщо в середньому на ліпіди припадає 40 % сухої маси мембран, то 80 % з них – на фосфоліпіди. Отже, основні функції мембран (регулювання проникності різних речовин і клітинного вмісту, функціонування іонних насосів, сприйняття, оброблення і передавання всередину клітини інформації з її поверхні, імунна відповідь, синтез білків і багато іншого) здійснюються за участю фосфоліпідів.

Ліпіди не розчинні у воді і добре розчинні в органічних розчинниках (бензині, ефірі тощо). Самі ліпіди є розчинниками для деяких вітамінів.

Білки, або протеїни, становлять 50–80 % усіх органічних речовин клітини, вони входять до складу міжклітинної рідини, лімфи, плазми крові. Всі види білків мають високу молекулярну масу, яка в окремих випадках досягає 1,5 млн у. о. (умовних одиниць). Всі білки – полімери, мономерами яких є амінокислоти. До складу білків входить близько 20 різних амінокислот.

Довгий ланцюг з амінокислотних залишків, сполучених пептидними зв'язками (поліпептид), є первинною структурою білка. У цьому ланцюзі різні амінокислоти можуть комбінуватися по-різному. Послідовність розміщення окремих амінокислот (первинна структура білка) визначає специфічність білків. Заміна, відсутність або просто перестановка хоча б одного амінокислотного залишку у поліпептидному ланцюзі спричинює появу нових білків. Поліпептидний ланцюг, утворений кількома сотнями амінокислотних залишків, скручується у спіраль, між окремими витками якої утворюються численні, але слабкі водневі зв'язки. Така молекула утворює вторинну структуру білка. Далі ця спіраль може скручуватися ще біль-

ше і складатися у клубок, або глобулу (лат. globus – куля). У глобулах залишки амінокислот сполучені слабкими ковалентними зв'язками. Наприклад, зв'язок 8–8 між радикалами двох молекул цистеїну, які розміщені на великій відстані одна від одної в поліпептидному ланцюзі. На цій стадії білок виконує притаманні йому функції, тобто стає активним.

Деякі білки утворюють надмолекулярні комплекси, до складу яких входить кілька глобул – це четвертинна структура білка. Наприклад, молекула гемоглобіну складається з чотирьох великих глобул, сполучених між собою також порівняно слабкими зв'язками. Молекули таких білків мають величезну молекулярну масу (кілька мільйонів умовних одиниць).

Під впливом різних фізичних і хімічних факторів можуть відбуватися розкручування білкової молекули і втрата вторинної, третинної та четвертинної структур білка, що призводить до втрати або зміни його властивостей. Порушення специфічної просторової конфігурації білкової молекули має назву денатурації, яка може бути зворотною (у разі збереження первинної структури білка) і незворотною (у разі руйнування первинної структури білка) після припинення дії, яка спричинила зміну його структури.

Значна кількість білків у клітині перебуває у зв'язаному стані з іншими хімічними сполуками. Складові частини таких сполук, як правило, відбиті у їхніх назвах: нуклеопротейд (нуклеїнова кислота + білок), глікопротейд (вуглевод + білок), хромопротейд (пігмент + білок).

Значення білків є дуже великим, бо життя завжди пов'язане з білками. Білки входять до складу всіх органел і мембран клітини, є головним структурним матеріалом.

Дуже важлива рухова функція білків. Комплекси з молекул деяких білків (наприклад, міозину й актину) здатні до скорочення. Завдяки цій властивості білків скорочуються м'язи, рухаються війки і джгутики, переміщуються хромосоми у клітині тощо. Деякі білки виконують в організмі сигнальні функції. З ними пов'язана подразливість клітин і організмів. Ще одна функція білків – захисна, яка забезпечується особливими білками (антитілами), які знешкоджують, нейтралізують побічні (чужорідні) для організму речовини. Нарешті, білки є джерелом енергії. У процесі розщеплення білкової молекули на окремі амінокислоти їх частина може використовуватися для біосинтезу нових молекул білка, а частина розщеплюється

повністю, вивільняючи енергію. Внаслідок повного розщеплення 1 г білка вивільняється 17,6 кДж енергії.

Біосинтез білка

Біосинтез білка – ферментативний процес синтезу білків у клітині. У ньому беруть участь три структурні елементи клітини – ядро, цитоплазма та рибосоми.

У ядрі клітини в молекулах ДНК зберігається інформація про всі білки, що синтезуються в ній, зашифрована за допомогою чотирилітерного коду.

Генетичний код – це послідовність розташування нуклеотидів у молекулі ДНК, яка визначає послідовність амінокислот у молекулі білка.

Властивості генетичного коду такі:

- Генетичний код триплетний, тобто кожній амінокислоті відповідає свій кодовий триплет (кодон), що складається із трьох розташованих поряд нуклеотидів. Наприклад, амінокислота цистеїн кодується триплетом А–Ц–А, валін – триплетом Ц–А–А.

- Код не перекривається, тобто нуклеотид не може входити до складу двох сусідніх триплетів.

- Код вироджений, тобто одна амінокислота може кодуватися декількома триплетами. Наприклад, амінокислота тирозин кодується двома триплетами.

- Код не має ком (розділових знаків), зчитування інформації відбувається трійками нуклеотидів.

Існує три незмістовні кодони (УАГ, УАА, УГА), які не кодують амінокислоти і, можливо, діють як «стоп-сигнали», розділяючи гени в молекулі ДНК.

- Код є універсальним, тобто єдиним для всіх живих організмів – від бактерій до людини. У всіх організмів є одні й ті самі 20 амінокислот, які кодуються одними і тими самими триплетами.

Ген – ділянка молекули ДНК, що характеризується певною послідовністю нуклеотидів і визначає синтез одного поліпептидного ланцюга.

Етапи біосинтезу білка. Структура будь-якої білкової молекули закодована у ДНК, яка безпосередньої участі в її синтезі не бере. Вона править лише за матрицю для синтезу іРНК.

Процес біосинтезу білка здійснюється на рибосомах, які розташовані переважно в цитоплазмі. Отже, для передачі генетичної інформації з ДНК до місця синтезу білка потрібен посередник. Та-

ким посередником є іРНК. Процес синтезу на одному з ланцюгів молекули ДНК молекули інформаційної РНК на основі принципу комплементарності називається *транскрипцією*, або переписуванням. Транскрипція здійснюється в ядрі клітини.

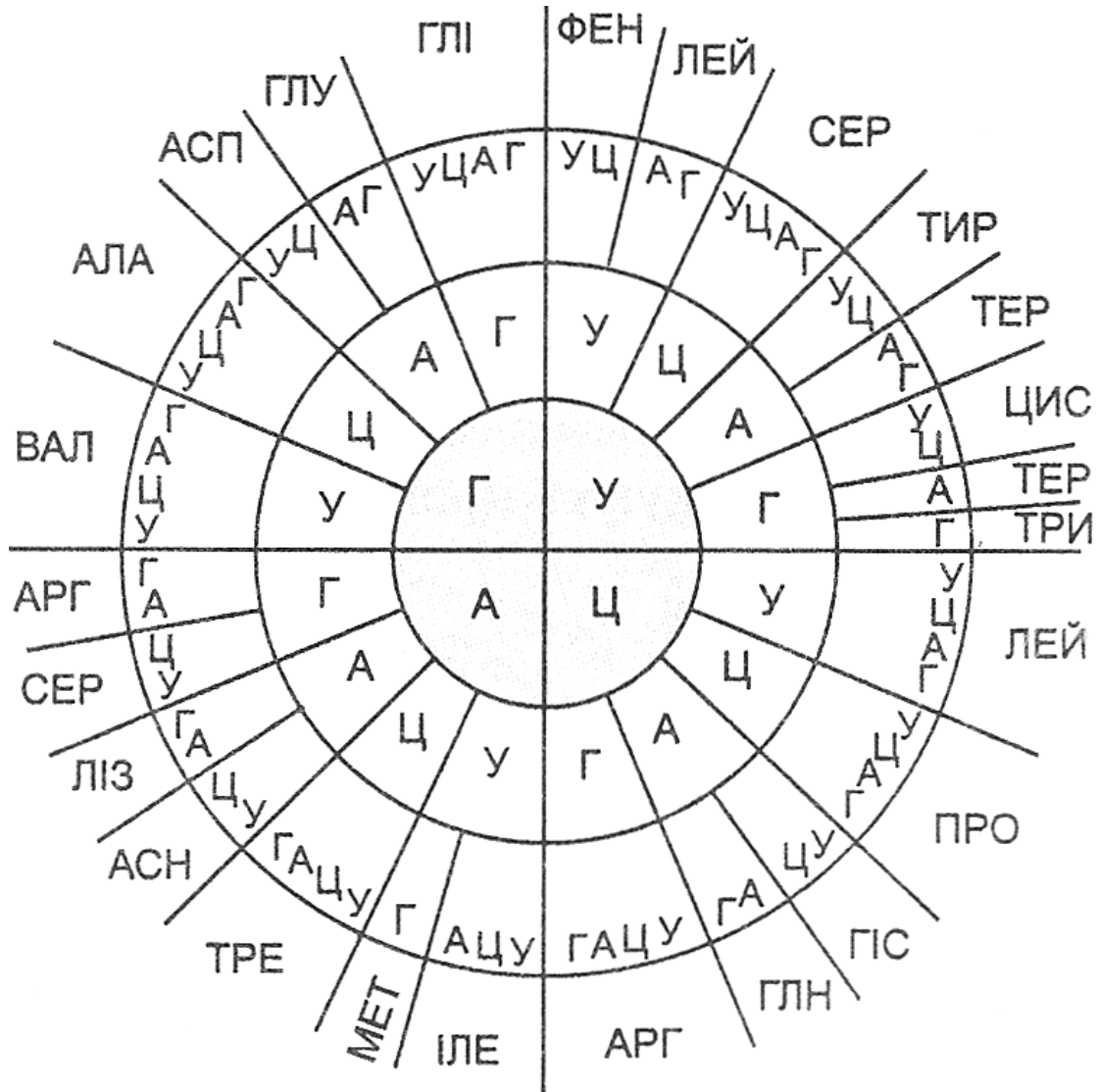


Рис. 1.1 – Генетичний код

Транскрипція відбувається не на всій молекулі ДНК одночасно, а лише на невеликій її ділянці, що відповідає певному гену. При цьому частина подвійної спіралі ДНК розкручується, оголюючи коротку ділянку одного з ланцюгів, який тепер слугуватиме матрицею для синтезу іРНК. Потім уздовж цього ланцюга рухається фермент РНК-полімераза, з'єднуючи між собою нуклеотиди в ланцюг іРНК, що видовжується. У результаті утворюється іРНК, послідовність нуклеотидів якої є точною копією послідовності нуклеотидів матриці – одного або групи поряд розташованих генів. Так, якщо в молекулі

ДНК є азотиста основа цитозин, то в іРНК – гуанін і навпаки. У ДНК комплементарною парою є аденін – тимін, а до складу РНК замість тиміну входить урацил.

На спеціальних генах синтезуються і два інші типи РНК – тРНК і рРНК. Початок і кінець синтезу усіх типів РНК на матриці ДНК чітко фіксовані спеціальними триплетами, які контролюють запуск (ініціюючі) і зупинку (термінальні) синтезу. Вони виконують функції «розділових знаків» між генами.

З'єднання тРНК з амінокислотами відбувається в цитоплазмі. Молекула тРНК має форму листка конюшини, на верхівці якого знаходиться антикодон – триплет нуклеотидів, що кодує амінокислоту, яку переносить дана тРНК. Існує стільки тРНК, скільки видів амінокислот.

Перша літера кодону розташована в центральному колі, друга – в першому кільці, третя – у другому кільці. У зовнішньому кільці записані скорочені назви амінокислот. ТЕР – термінальний (незмістовний).

Оскільки багато амінокислот кодуються декількома триплетами, число тРНК більше 20 (відомо близько 60 тРНК). З'єднання тРНК з амінокислотами відбувається за участю ферментів. Молекули тРНК транспортують амінокислоти до рибосом.

Трансляція – механізм, за допомогою якого послідовність нуклеотидів (триплетів) у молекулі іРНК переводиться в послідовність амінокислот у молекулі білка. Цей процес здійснюється в рибосомах.

Спочатку іРНК приєднується до рибосоми. На іРНК «нанизується» перша рибосома, яка синтезує білок. У міру просування рибосоми на кінець іРНК, що звільнився, «нанизується» нова рибосома. На одній іРНК може одночасно знаходитися понад 80 рибосом, які синтезують один і той самий білок. Така група рибосом, з'єднаних з однією іРНК, називається полірибосомою, або полісомою. Вид білка, що синтезується, визначається не рибосомою, а інформацією, записаною на іРНК. Одна й та сама рибосома здатна синтезувати різні білки. Після завершення синтезу білка рибосома відділяється від іРНК, а білок надходить до ЕПС.

Кожна рибосома складається з двох субодиниць – малої та великої. Молекула іРНК приєднується до малої субодиниці. У місці контакту рибосоми та іРНК знаходяться 6 нуклеотидів (2 триплети). До одного з них весь час підходять з цитоплазми тРНК з різними амінокислотами і торкаються антикодоном кодону іРНК. Якщо триплети кодону і антикодону виявляються комплементарними, між

амінокислотою вже синтезованої частини білка і амінокислотою, що доставляється тРНК, виникає пептидний зв'язок. З'єднання амінокислот в молекулу білка здійснюється за участю ферменту синтетази. Молекула тРНК віддає амінокислоту і переходить у цитоплазму, а рибосома пересувається на один триплет нуклеотидів. Так послідовно синтезується поліпептидний ланцюг. Все це продовжується до тих пір, поки рибосома не дійде до одного з трьох термінуючих кодонів: УАА, УАГ або УГА. Після цього синтез білка припиняється. Таким чином, послідовність кодонів іРНК визначає послідовність включення амінокислот у ланцюг білка. Синтезовані білки надходять у канали ендоплазматичного ретикулуму. Одна молекула білка у клітині синтезується за 1–2 хв.

Регуляція активності генів. Усі соматичні клітини одного виду мають один і той самий набір генів, проте клітини одного організму різняться за формою, розмірами, функціями. Це явище пояснює гіпотеза Жакоба–Моно. У хромосомі міститься ряд генів, серед яких розрізняють структурні гени, гени-регулятори і гени-оператори.

Структурні гени містять інформацію про білок, що синтезується у клітині, інформація переноситься на іРНК. Активність структурних генів регулюється геном-регулятором, який містить генетичну інформацію для синтезу речовини – репресора, функція якого полягає у пригніченні активності структурних генів. Репресор – це білок, який може зв'язуватися з геном-оператором, що керує структурними генами, і пригнічує його активність. Оператор і керовані ним структурні гени називаються опероном.

Коли оператор активний, на структурних генах відбувається транскрипція і синтезується іРНК. Коли оператор вимкнений, іРНК не синтезується.

Білки, що виробляються клітиною, впливають на активність репресорів. У разі надмірного накопичення у клітині білків певного виду, вони активізують репресори, які блокують активність генів – оперонів, при цьому синтез структурних білків припиняється.

Величезне значення мають білки як біокатализатори, або ферменти.

Ферменти. Молекули простих ферментів складаються лише з амінокислот, а молекули складних можуть функціонувати тільки за наявності в молекулі двох компонентів – білкового (апоферменту) і небілкового (коферменту). Коферментами можуть бути різні органічні речовини, в тому числі і вітаміни, а також метали.

Жодна реакція у клітині не може відбуватися з нормальною швидкістю без участі ферментів як біологічних каталізаторів.

У класифікації ферментів враховують як специфічність їхньої дії на субстрат, так і хімічні реакції, які вони каталізують. Розрізняють ферменти – ліпази (розщеплюють ліпіди), амілази (розщеплюють вуглеводи), пептидази (розщеплюють білки), а також ферменти окисно-відновних реакцій, реакцій гідролізу і синтезу, реакцій перенесення, приєднання або відщеплення певних органічних залишків або груп. Нині складено каталог ферментів, в якому кожному з них присвоєно власний номер і систематичну назву. Наприклад, пепсин за номенклатурою ферментів позначається 3.4.4.1 (пептидпептидогідролаза), а ліпаза – 3.1.1.3 (гідролаза ефірів гліцерину).

Вибірковість дії ферментів на різні хімічні речовини пов'язана з їхньою будовою. Молекули всіх ферментів мають один або кілька активних центрів, якими вони прикріплюються до тих речовин, на які можуть діяти. Тому дія ферментів завжди специфічна. Наприклад, два травних ферменти – пепсин і трипсин – беруть участь у розщепленні молекул білків до невеликих фрагментів, але кожний з них діє по-різному. Пепсин руйнує зв'язки амінокислоти тирозину, а трипсин – амінокислот аргініну і лізину, причому перший діє на аміногрупи, а другий – на карбоксильні групи амінокислот. Зазвичай ферменти каталізують багато послідовних реакцій, причому речовини, які утворилися за участю першого ферменту, є субстратом для другого тощо.

Дія ферментів у клітині завжди узгоджена і відбувається певній послідовності. Це досягається завдяки тому, що ферменти локалізовані у різних ділянках клітинної мембрани. В органелах клітини ферменти також розміщені послідовно й утворюють упорядковані системи.

Залежно від наявного комплексу ферментів у різних видів організмів і в різних органах обмін речовин відбувається по-різному. Для функціонування кожного ферменту потрібні оптимальні температура і реакція середовища, оскільки одні з них активні в нейтральному середовищі (наприклад, ферменти слини), інші – в кислому (ферменти шлункового соку) або лужному (ферменти підшлункової залози). У разі нагрівання до температури понад 60°C багато ферментів інактивується (відбувається денатурація білків).

Нуклеїнові кислоти (лат. nucleus – ядро). Ці речовини вперше було виявлено і виділено з ядер клітин. Є два види нуклеїнових кислот: дезоксирибонуклеїнова (ДНК) і рибонуклеїнова (РНК). Основна

кількість ДНК зосереджена у хромосомах клітини, і лише невелика її кількість міститься в мітохондріях і пластидах. РНК міститься в ядерцях, а також у цитоплазмі.

Молекула ДНК – це дуже довгий полінуклеотидний ланцюг, довжина його може досягати десяти міліметрів. Так, вважають, що сумарна довжина молекул ДНК 46 хромосом однієї клітини людини становить 170–180 см. Відповідно дуже велика і молекулярна маса ДНК (сотні мільйонів умовних одиниць).

Кожна молекула ДНК складається з двох сполучених між собою ланцюгів нуклеотидів. До складу кожного нуклеотиду входять азотиста основа, дезоксирибоза і фосфорна кислота. Всього в ДНК є чотири види азотистих основ: аденін (А), гуанін (Г), тимін (Т) і цитозин (Ц).

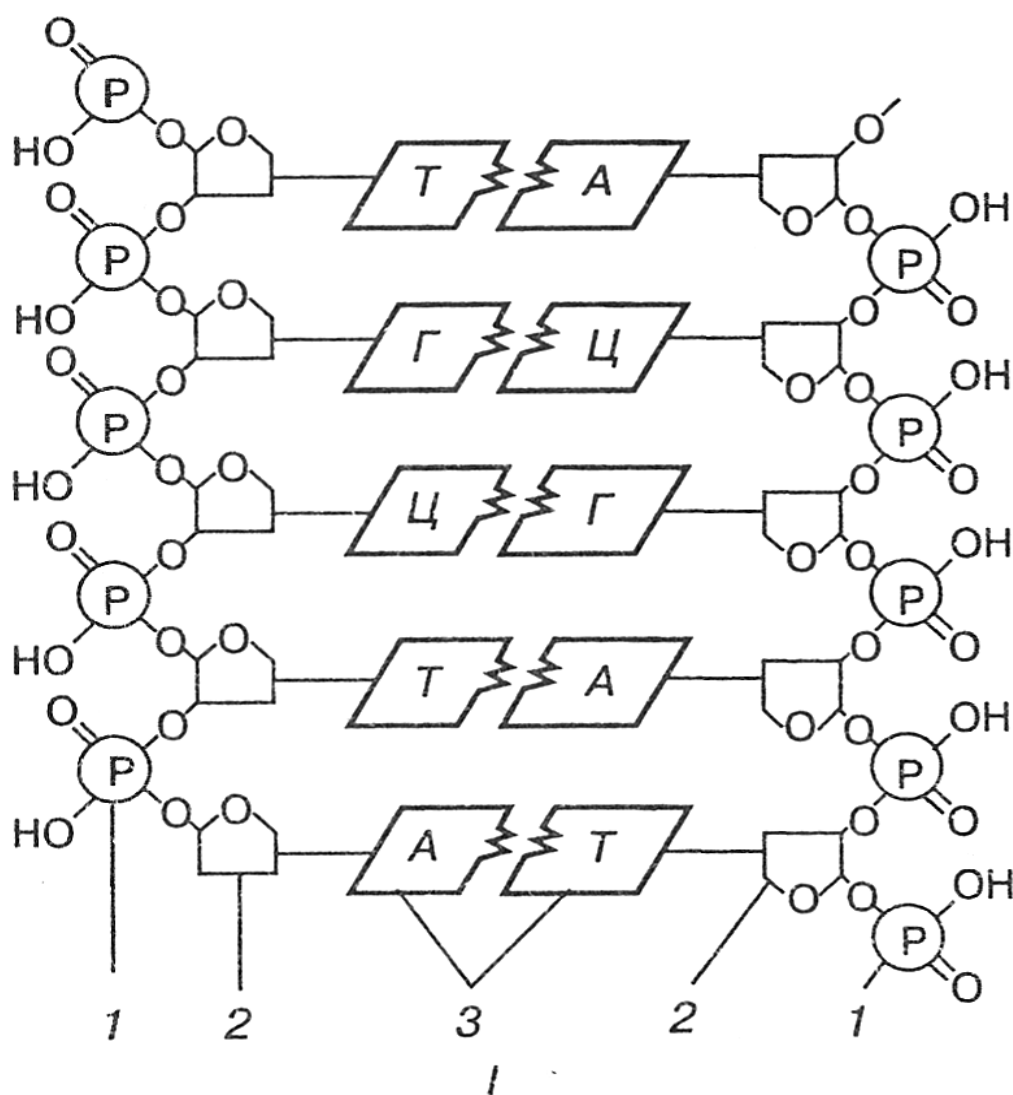


Рис. 1.2 – Схема будови молекули ДНК (I) та її спіральної структури (II):

1 – залишок фосфорної кислоти; 2 – дезоксирибоза, 3 – азотисті основи

Нуклеотиди різняться лише азотистими основами. Назва нуклеотидів також пов'язана з назвою нуклеозидів (спонук азотистих основ з пентозою) цих основ. Наприклад, нуклеотид, який містить аденін, утворюється приєднанням залишку фосфорної кислоти до аденозинового нуклеозиду (аденін + рибоза або дезоксирибоза), називається аденіловим. Відповідно утворюються нуклеотиди гуанозинового, уридинового, цитидинового і тимідинового нуклеозидів.

Два ланцюги, які складаються з десятків і сотень нуклеотидів, скручуються між собою й утворюють подвійну спіраль.

Азотисті основи одного ланцюга сполучені з основами другого ланцюга за допомогою водневих зв'язків у такому порядку: аденін одного ланцюга сполучений з тиміном другого ланцюга; гуанін сполучений так само з цитозином. Сполучення інших типів у нормі ніколи не виникають. Це пояснюється тим, що між такими парами нуклеотидів, як аденін – тимін і гуанін – цитозин, існує особливий тип зв'язку, який дістав назву комплементарного (принцип комплементарності). При цьому між А і Т утворюється два водневих зв'язки, а між Г і Ц – три. Знаючи послідовність сполучення нуклеотидів одного ланцюга молекули ДНК, можна встановити порядок розміщення нуклеотидів другого. Наприклад, якщо в одному ланцюзі послідовність нуклеотидів буде А–А–А–Ц–Т–Т–Г–Г–Г, то на відповідній ділянці другого ланцюга послідовність обов'язково буде Т–Т–Т–Г–А–А–Ц–Ц–Ц.

Подвійна спіраль молекули ДНК здатна розкручуватися, при цьому водневі зв'язки розриваються й окремі ланцюги ДНК відходять один від одного. Іноді таке роз'єднання ланцюгів відбувається не по всій довжині молекули, а лише на певній ділянці. Ланцюги ДНК можуть знову спіралізуватися, відновлюючи свою попередню структуру.

Редуплікація (лат. *duplicatio* – подвоєння), реплікація (англ. *replica* – відбиток) ДНК – процес самовідтворення макромолекул нуклеїнових кислот, який забезпечує точне копіювання генетичної інформації та передавання її з покоління в покоління. Самоподвоєння молекули ДНК відбувається в період інтерфази перед поділом клітин. При цьому молекула ДНК розкручується і з одного кінця спіраль розділяється на окремі ланцюги. Біля кожного з них із вільних нуклеотидів, які є в ядрі клітини, розпочинається синтез другого ланцюга ДНК. Цей синтез відбувається за принципом комплементарності. В результаті замість однієї молекули ДНК утворюються дві молекули такого самого нуклеотидного складу, як і початкова. Один

ланцюг у кожній новоутвореній молекулі ДНК походить від початкової молекули (материнський ланцюг), а другий синтезується заново (дочірній). Як процес розділення молекули ДНК на два ланцюги, так і процес синтезу нових ланцюгів здійснюється за рахунок дії низки ферментів (ДНК-полімерази, ДНК-лігази).

Молекула РНК має простішу будову. Вона складається в одного полінуклеотидного ланцюга, який теж містить багато нуклеотидів чотирьох видів – гуаніловий, цитидиновий, аденіловий та уридиловий (у молекулі РНК замість основи тиміну міститься азотиста основа урацил, яка за структурою є близькою до тиміну). До нуклеотидів РНК входить не дезоксирибоза, а рибоза. Молекули РНК значно коротші, ніж молекули ДНК, і мають набагато меншу монокулярну масу, яка рідко перевищує 100 тис. у. о. Існує кілька видів РНК, що різняться за структурою і функціями. Так, рибосомальні РНК (рРНК) містяться в рибосомах, транспортні РНК (тРНК), найбільші за розміром, беруть участь у транспортуванні амінокислот до місця синтезу білків, інформаційні, або матричні РНК (іРНК, або мРНК) синтезуються на ділянці одного з ланцюгів ДНК і передають інформацію про структуру білка з ядра клітини до рибосом.

Аденозинфосфорні кислоти. Нуклеотиди у клітині зустрічаються не лише як структурні елементи нуклеїнові кислот, а й як речовини, що функціонують самостійно. Найважливішими в життєдіяльності клітини є аденілові нуклеотиди – моно-, ди- і трифосфорні ефіри аденозину, які містять аденін, рибозу та один (аденозинмонофосфорна, АМФ), два (аденозиндифосфорна, АДФ) або три (аденозинтрифосфорна, АТФ) залишки фосфорної кислоти. Ці сполуки є у всіх живих організмах і відіграють величезну роль в енергетичному і пластичному обміні. Приєднання фосфатних залишків до АМФ супроводжується акумулюванням енергії, а гідролітичне відщеплення їх – виділенням енергії. Вивільнена енергія використовується у процесі життєдіяльності клітин. АДФ і АМФ утворюються внаслідок дефосфорування АТФ у процесі фотосинтезу, дихання або гліколізу.

АТФ – це універсальна макроергічна сполука, в якій два із трьох залишків фосфорної кислоти – високоенергетичні (макроергічні). Один із них або обидва легко відщеплюються під впливом ферментів, що супроводжується вивільненням енергії, яка використовується для забезпечення перебігу різноманітних процесів у клітині. Відщеплення 1 моль кислотних залишків фосфорної кислоти супроводжується виділенням майже 40 кДж енергії.

Обмін речовин і перетворення енергії у клітині

Обмін речовин — загальна властивість, характерна для всіх живих організмів.

Загальнобіологічна суть обміну речовин як специфічної властивості живої матерії полягає в тому, що всі живі організми вилучають із навколишнього середовища різні органічні й неорганічні сполуки та хімічні елементи, використовують їх у своїй життєдіяльності і виділяють у зовнішнє середовище кінцеві продукти обміну у вигляді простіших органічних і неорганічних сполук. Обмін речовин можна схарактеризувати як комплекс біохімічних і фізіологічних процесів, які забезпечують життєдіяльність організмів у тісному взаємозв'язку з навколишнім середовищем. Комплекс фізіологічних процесів, що вивчається на рівні цілісного вищого організму, охоплює акти дихання, живлення, травлення, всмоктування, а також виділенні продуктів обміну органами і системами (шкіра, легені, надільна система, травний апарат).

Пластичний і енергетичний обмін. Біохімічні процеси, які вивчаються на рівні тканин і клітин, охоплюють хімічні перетворення і видозміни структур білків, жирів і вуглеводів, що надходять в організм у вигляді їжі. Всі ці процеси відбуваються за участю великої кількості ферментів, які забезпечують певну послідовність обмінних реакцій, місце і швидкість перебігу їх. Одночасно із процесом розкладання складних органічних сполук на простіші у клітині відбуваються також процеси синтезу складних органічних сполук (біологічний синтез, або біосинтез). Цим терміном позначають усі біохімічні процеси, які відбуваються в живих організмах і супроводжуються утворенням із простих, низькомолекулярних речовин складних високомолекулярних сполук (нуклеїнових кислот, білків, полісахаридів).

Основні хімічні сполуки (амінокислоти, нуклеотиди тощо) синтезуються у клітині із глюкози та аміаку в результаті перебігу кількох сотень послідовних хімічних реакцій. Кожний етап у цій послідовності реакцій здійснюється специфічним ферментом. Отже, глюкоза — це джерело енергії у клітині й основна хімічна сполука для синтезу найважливіших органічних речовин. Процеси розщеплення і синтезу у клітині узгоджені так, що близько половини вуглецевих атомів входить до складу різних хімічних сполук, а решта окислюється до вуглекислого газу.

Сукупність усіх реакцій біосинтезу прийнято називати асиміляцією (анаболізмом), або пластичним обміном. Усі реакції пластичного обміну відбуваються з поглинанням енергії (ендотермічні).

Протилежний процес – розщеплення й окиснення органічних сполук у клітині – має назву дисиміляції (катаболізму), або енергетичного обміну. Всі реакції енергетичного обміну відбуваються з виділенням енергії (екзотермічні).

Реакції, які відбуваються під час асиміляції і дисиміляції, хоча й протилежні, однак у живих організмах тісно взаємопов'язані та невіддільні одні від одних. Вони становлять дві сторони єдиного процесу обміну речовин.

Обмін речовин і енергії у клітині (сукупність пластичного та енергетичного обмінів) – це основна умова підтримання життя клітини, основа її функціонування й розвитку.

Контрольні запитання і завдання

1. Назвіть основні положення клітинної теорії. Хто їх сформулював?
2. Дайте визначення поняття “клітина”. Чому клітина є основною структурною і функціональною одиницею живого?
3. Схарактеризуйте форму, розміри та кількість клітин у багатоклітинних організмах.
4. Як побудована зовнішня клітинна мембрана?
5. Яке значення ядра у клітині?
6. Яку будову мають органели клітини? Коротко схарактеризуйте функції кожного виду органел.
7. Укажіть основні хімічні макро- і мікроелементи, що входять до складу живих організмів.
8. Розкрийте роль води та інших неорганічних сполук клітини.
9. Назвіть основні органічні сполуки, які входять до складу цитоплазми. Що таке біополімери?
10. Схарактеризуйте будову і біологічне значення вуглеводів і жирів клітини.
11. Чим характеризуються амінокислоти?
12. Схарактеризуйте будову білків у клітині. Як утворюються первинна, вторинна і третинна структури білка?
13. Розкрийте значення білків у клітині і в організмі.
14. Як побудовані ферменти та які функції вони виконують?
15. Порівняйте будову молекул ДНК і РНК.
16. Що таке комплементарність у розміщенні нуклеотидів молекули ДНК і яке значення має це явище?
17. Які види молекул РНК є у клітині та які їхні функції?

18. Що таке АТФ і яке її біологічне значення?
19. Охарактеризуйте етапи біосинтезу білка.
20. Дайте визначення поняття життя.
21. Перерахуйте фундаментальні властивості живої матерії.
22. Охарактеризуйте рівні організації живої матерії.

РОЗДІЛ 2 СПАДКОВІСТЬ ТА МІНЛИВІСТЬ

2.1 Генетика – наука про закономірності спадкової мінливості

Генéтика (грец. γεννώ – породжувати) – це наука про спадковість і мінливість ознак організмів, методи управління ними та організацію спадкового матеріалу; розділ біології. Через універсальність генетичного коду генетика лежить в основі вивчення всіх форм життя від вірусів до людини.

Генетична інформація – існування у клітинах організмів таких сукупностей генів, які зберігають відомості про послідовність процесів обміну речовин у періоди росту та розмноження, про склад, будову і функції білків та нуклеїнових кислот. Носієм генетичної інформації є нуклеїнові кислоти: ДНК та РНК.

Слово «генетика» було уперше запропоновано для того, щоб описати знання про спадковість та мінливість, визначним британським вченим Вільямом Бетсоном в особистому листі до Адама Седжвіка (18 квітня 1905). Уперше слово «генетика» публічно було вжито на Третій міжнародній конференції з гібридизації рослин (Лондон, Англія) у 1906.

Основним завданням генетики є розроблення методів управління спадковістю та мінливістю з метою отримання необхідних людству форм організмів, регуляції формування їхніх природних і штучних популяцій, вивчення природи генетичних хвороб, розв'язання проблем стійкості природних і штучних популяцій видів.

Генетика становить теоретичний фундамент сучасної біологічної науки.

Зародження генетики можна прослідкувати ще у доісторичні часи. Спостереження над закономірностями успадкування ознак використовувались людиною в лікуванні хвороб. На Вавилонських глиняних плитках указувалися можливі риси при схрещуванні ко-

ней. У стародавньому світі рабам не дозволялося народжувати дітей – так сподівалися сприяти поліпшенню спадкових якостей населення своєї країни. Але основи сучасних уявлень про механізми спадковості були закладені тільки у середині 19-го століття.

У 1869 році англійський психолог і антрополог Френсіс Гальтон запропонував вивчити впливи, які можуть поліпшити спадкові якості (здоров'я, розумові здатності, обдарованості) майбутніх поколінь і висловив думку, що шляхом заохочувань та обмежень у створенні шлюбних пар можна покращити біологічні якості людини. Він вперше сформулював принципи евгеніки – вчення про спадкове здоров'я людини та шляхи його поліпшення. Це вчення стало розділом генетики людини, предметом якого є генетичні методи поліпшення спадкових ознак, особливо боротьба зі спадковими захворюваннями. Частина генетиків, як і Гальтон, вважала, що внаслідок тиску мутаційного процесу відбувається біологічне виродження людини (медикаментозна боротьба з інфекційними хворобами послаблюють дію природного добору – виживають і розмножуються особини з дефектними, мутаційними генами – веде до виродження популяції людей). Ці помилкові погляди (генетично хворі люди відтворюють меншу кількість нащадків) привели до висновку, що є групи особин з повноцінними чи неповноцінними генотипами, і в генофонді людства міститься чимало тваринних генів, які знецінюють біологічну природу людини.

На початку 20-го століття роботи Менделя звернули на себе увагу у зв'язку із дослідженнями Карла Корреса, Еріха фон Чермака та Гуго де Фриза у сфері гібридизації рослин. Вони підтвердили основні висновки про незалежне наслідування ознак і про чисельні співвідношення при розщепленні ознак у нащадків.

Невдовзі англійський натураліст Вільям Бетсон запропонував назву нової наукової дисципліни – Генетика. У 1909 році ботанік із Данії Вільгельм Йогансен запропонував слово «ген».

Важливим доробком є також хромосомна теорія спадковості Томаса Ганта Моргана і його учнів. Ці автори працювали із дрозофілою (*Drosophila melanogaster*). Вивчення закономірностей зчепленого успадкування дозволило шляхом аналізу результатів схрещування скласти карти розташування генів у «групах зчеплення», а також зіставити групи зчеплення із хромосомами (1910–1913 роки).

У СРСР із 1930-х до 1960-х класична генетика вважалась ідеалістичною псевдонаукою, а за істинну генетику приймалися ідеї Т. Д.

Лисенка, І. І. Презента, О. Б. Лепешинської, Т. М. Бошьяна та ін. (так звана «мічурінська генетика»).

Епоха молекулярної генетики розпочинається у 1940–1950 роках. У той час була доведена роль ДНК у передачі спадкової інформації. Найважливішими кроками стали розшифрування структури ДНК, створення теорії про триплетність генетичного коду, опис механізму біосинтезу білків, відкриття рестриктаз та сиквенс (встановлення послідовності нуклеотидів) ДНК.

Основні генетичні терміни

Ген – це ділянка молекули ДНК, яка визначає спадкові ознаки організмів. Ген – одиниця спадковості, що є одиницею виміру біологічного явища.

Алелі – це альтернативні стани одного й того самого гена.

Домінантний алель – це алель, котрий пригнічує прояв другого алеля певного гена. Залежно від ступеня пригнічення є повне або неповне домінування.

Рецесивний алель – це алель, прояв котрого пригнічується іншим алелем гена.

Алель дикого типу – це алель, котрий розповсюджений у природних популяціях окремого виду і обумовлює розвиток ознак, які є характерними для даного виду.

Локус – це місце розміщення гена у хромосомі.

Гомозигота – це диплоїдна чи поліплоїдна клітина, гомологічні хромосоми котрої отримали однакові алелі певного гена. В гомозиготному стані проявляються домінантні та рецесивні алелі.

Гетерозигота – це диплоїдна чи поліплоїдна клітина, гомологічні хромосоми котрої отримали неоднакові алелі певного гена. В гетерозиготному стані у разі повного домінування проявляється вплив домінантного алеля, а в разі неповного домінування ознака набуває проміжного вираження між домінантним та рецесивним алелями.

Гемізигота – це диплоїдна клітина, котра має тільки один алель певного гена. Вказаний стан з'являється в результаті того, що в окремих видів особини однієї з статей отримали дві неоднакові статеві хромосоми чи тільки одну статеву хромосому.

Генотип – це сукупність усіх генів клітини, які локалізовані в ядрі (у хромосомах) чи у різноманітних реплікуючих структурах цитоплазми (зокрема, пластидах, плазмідах, мітохондріях). Генотип – спадкова основа організму єдина система взаємодіючих генів, тому прояв будь-якого гена залежить від генотипного його середовища.

Фенотип – це сукупність властивостей та ознак організму, які склалися на основі взаємодії генотипу з умовами зовнішнього середовища. Фенотип не відображає ніколи генотип повністю, а лише ту його частину, що реалізується у певних умовах онтогенезу. У процесі розвитку організму фенотип змінюється.

Домінантний – алель, який визначає фенотип як у гомозиготному, так і в гетерозиготному станах.

Рецесивний – алель, який визначає фенотип тільки в гомозиготному стані.

Межі, у котрих змінюються фенотипові прояви генотипу, зводяться до норми реакції.

Спадковість – це здатність живих організмів передавати іншим особинам наступного покоління фізіологічні, морфоанатомічні, біохімічні особливості власної організації, а теж особливі риси становлення даних особливостей у процесі онтогенезу.

Мінливість – це властивість організму змінювати власну морфофізіологічну організацію (це зумовлює різноманітність індивідів, рас чи популяцій), а теж набувати нових ознак у процесі індивідуального розвитку.

Геном – це сукупність усіх послідовностей ДНК у клітинах певного організму.

Чиста лінія – це група особин, які стабільно відновлюють у низці поколінь одні й ті самі спадково сталі ознаки. Покоління F_1 – це гібриди першого покоління.

Покоління F_2 – це гібриди другого покоління, одержані від схрещування двох особин з F_1 .

Моногібридне схрещування – це схрещування особин, які відрізняються однією парою альтернативних ознак. Дигібридне схрещування – це схрещування особин, які відрізняються двома парами альтернативних ознак.

Дигібридне схрещування – це схрещування особин, які відрізняються двома парами альтернативних ознак.

Реципрокні (обернені) схрещування – така пара схрещувань, в яких організми з домінантними і рецесивними ознаками застосовуються як материнські або батьківські організми.

Аналізуючі (зворотні) схрещування – схрещування гібрида з однією з батьківських форм, яка несе дану пару алелей в гомозиготному стані.

Методи генетики:

1. **Гібридологічний:** метод вивчення характеру успадкування ознак і властивостей при статевому розмноженні організмів. Базується на кількісному аналізі результатів схрещування в поколіннях. Гомозиготна чиста лінія схрещується з іншою гомозиготною чистою лінією. Облік результатів схрещування проводиться індивідуально в потомстві кожної рослини і в цілому в кожній гібридній популяції. Результати обробляються методами математичної статистики. Гібридологічний аналіз базується на перерозподілі (рекомбінації) генів під час мейозу.

2. **Генеалогічний:** полягає у складанні родоводів окремих особин і цілих родин та аналізі успадкування певної ознаки. Родовід – це стислий спосіб запису історії роду.

3. **Цитологічний:** використовується для вивчення матеріальної наступності в поколіннях окремих клітин і організмів.

4. **Цитогенетичний:** вивчає закономірності успадкування у взаємозв'язку з будовою і функціями клітинних структур. Суть методу полягає у мікроскопічному вивченні хромосом.

5. **Молекулярно-генетичний:** біохімічне і фізико-хімічне вивчення структури і функції генетичного матеріалу, виявлення змін у певних ділянках ДНК, гена або хромосоми. Аналізувати великі молекули ДНК у тому вигляді, в якому вони існують, доволі важко і практично неможливо. Тому спочатку їх розділяють на окремі фрагменти (4–6 пар основ), різні за довжиною, обробляючи нитку ДНК різного типу рестриктазами – бактеріальними ендонуклеазами. Ці ферменти здатні розрізати подвійну спіраль ДНК, причому місця розриву є чітко специфічними для даного зразка.

6. **Мутаційний:** базується на всебічному аналізі мутацій, дає змогу вивчити закономірності та механізми мутагенезу, а також структуру і функціонування генів.

7. **Популяційний:** вивчає генетичну структуру популяцій. Його широко застосовують під час вивчення спадкових хвороб населення, частоти нормальних і патологічних генів, генотипів і фенотипів у

популяціях різних регіонів. Крім того, цей метод вивчає закономірності поширення спадкових хвороб у різних за будовою популяціях і можливість прогнозувати їх частоту в наступних поколіннях. Популяційно-статистичний метод використовується для вивчення: 1) частоти генів у популяції, включаючи частоту спадкових хвороб; 2) закономірностей мутаційного процесу; 3) ролі спадковості та середовища у виникненні хвороб зі спадковою схильністю; 4) впливу спадкових факторів і факторів навколишнього середовища на створення фенотипічного поліморфізму людини за багатьма ознаками.

8. Близнюковий: порівняння і аналіз мінливості ознак у межах різних груп близнюків. Вперше цей метод був запропонований Ф. Гальтоном в 1875 р. Дає можливість визначити внесок генетичних (спадкових) факторів і чинників навколишнього середовища (клімату, харчування тощо) у розвиток конкретних ознак або захворювань у людини.

9. Онтогенетичний: вивчає дію гена і його прояв в індивідуальному розвитку.

2.2 Спадковість. Закони спадковості

Спадковість – це здатність живих організмів передавати іншим особинам наступного покоління фізіологічні, морфоанатомічні, біохімічні особливості власної організації, а теж особливі риси становлення даних особливостей у процесі онтогенезу.

Чеський вчений Грегор Мендель (1822–1884), спираючись на результати своїх експериментів зі схрещування різних сортів гороху, сформулював закономірності, відомі як закони Менделя.

Перший закон Менделя (закон одноманітності гібридів першого покоління, або закон домінування): у разі схрещування гомозиготних батьківських форм у першому поколінні потомства F_1 всі особини однотипні (одноманітні) за фенотипом і генотипом. При цьому ознака, яка виявлялася в F_1 , була названа домінантною, а ознака другої батьківської форми, яка не виявилася, – рецесивною.

Другий закон Менделя (закон розщеплення): після схрещування (самозапилення) нащадків F_1 двох гетерозиготних батьків у поколінні F_2 спостерігалось розщеплення потомства за ознакою, що аналізувалась (фенотипом) у разі повного домінування у співвідношенні 3:1 і 1:2:1 – при неповному домінуванні. Проміжне успадкування (неповне домінування) зумовлене тим, що домінантний ген не повністю пригнічує функції рецесивного гена, тому у гібридних особин ознаки носять проміжний характер порівняно з ознаками

батьківських форм. Приклад неповного домінування – успадкування забарвлення квіток у рослини нічна красуня. У разі схрещування батьківських форм з червоними і білими квітками у гібридів квітки мають рожевий колір.

Аналізуюче схрещування – схрещування особини, генотип якої невідомий, з рецесивним гомозиготним організмом (aa).

Третій закон Менделя (закон незалежного успадкування): розщеплення за кожною парою ознак відбувається незалежно від інших пар ознак.

Закон є справедливий тільки для генів, що знаходяться або у різних хромосомах, або в одній хромосомі, але достатньо далеко один від одного.

Точного розщеплення за Менделем можна чекати лише тоді, коли потомство, що аналізується, достатньо велике.

Для *дигібридного схрещування* Мендель використовував гомозиготні рослини гороху, які відрізнялися за кольором і типом поверхні насіння: материнська рослина мала жовте і гладеньке насіння; обидві ознаки були домінантними. Батьківська рослина мала зелене і зморшкувате насіння; обидві ознаки були рецесивними. Якщо позначити домінантний і рецесивний алелі, що визначають колір насіння, відповідно літерами А і а, а алелі, що визначають форму поверхні насіння, літерами В і b, то тоді генотипи гомозиготних батьківських форм виглядатимуть таким чином: материнська рослина ААВВ, батьківська – ааbb. У першому випадку гамети міститимуть алелі А і В (АВ), у другому – а і b (ab). Злиття двох таких гамет приведе до появи дигібридної зиготи АaВb. За фенотипом такі рослини при повному домінуванні будуть мати дві домінантні ознаки: їх насіння буде жовтим і гладеньким. Для того щоб з'ясувати, скільки сортів гамет утворює такий дигібрид, Мендель провів аналізуюче схрещування: він схрестив гібридні рослини F₁ з рослинами, гомозиготними за двома рецесивними ознаками (тобто ті, що мали зелене і гладеньке насіння; генотип ааbb). У потомстві було одержано 4 класи насіння у співвідношенні, близькому до 1:1:1:1:55 жовтих гладеньких (АaВb); 51 зелена гладенька (аaВb); 49 жовтих зморшкуватих (Аabb) і 53 зелених зморшкуватих (аabb). Таким чином, Мендель показав, що дигібрид утворює 4 сорти гамет у рівному співвідношенні і є гетерозиготним за обома алельними парами.

Після схрещування в P₂ двох гібридних рослин з F₁ було одержане в F₂ розщеплення за фенотипом у співвідношенні: 9 жовтих гладеньких : 3 жовтих зморшкуватих: 3 зелених гладеньких: 1 зеле-

на зморшкувата. За генотипом розщеплення було у співвідношенні: 1:2:2:4:1:2:1:2:1.

Досліди Менделя стали основою для розвитку сучасної генетики. Йому вдалося виявити закономірності спадковості завдяки принципово новим методичним підходам.

По-перше, Мендель вдало вибрав об'єкт дослідження – горох, працюючи з яким він одержав протягом декількох поколінь константні форми, придатні для схрещування.

По-друге, він проводив аналіз успадкування окремих пар ознак у потомстві схрещуваних рослин, відмінних за однією, двома і трьома парами контрастних альтернативних ознак. У кожному поколінні облік проводився окремо за кожною парою цих ознак.

По-третє, він не просто зафіксував одержані результати, а й провів їх математичну обробку.

Перелічені прості прийоми дослідження склали принципово новий, гібридологічний метод вивчення спадковості. Сукупність генетичних методів вивчення спадковості називають генетичним аналізом.

Правило чистоти гамет, встановлене Менделем, вказує на дискретність гена, незміщуваність алелів один з одним та з іншими генами. При моногібридному схрещуванні у разі домінування у гетерозиготних гібридів (Aa) першого покоління виявляється тільки домінантний алель (A); рецесивний же (a) не втрачається і не змішується з домінантним. У другому поколінні як рецесивний, так і домінантний алелі можуть виявлятися у своєму «чистому» вигляді, тобто в гомозиготному стані. При цьому спадкові чинники не тільки не змішуються, а й не зазнають змін після спільного перебування в гібридному організмі. В результаті гамети, утворювані такою гетерозиготою, є «чистими» у тому значенні, що гамета A «чиста» і не містить нічого від алеля a, а гамета a «чиста» від A. Цитологічні основи «чистоти гамет» (дискретності алелів) полягають у їх локалізації в різних хромосомах кожної гомологічної пари, а дискретності генів – у їх локалізації у різних локусах хромосом.

Зчеплене успадкування

Незалежне комбінування ознак (третій закон Менделя) здійснюється за умови, що гени, які визначають ці ознаки, знаходяться у різних парах гомологічних хромосом. Отже, у кожного організму число генів, здатних незалежно комбінуватися в мейозі, обмежене числом пар хромосом. В організмі, як правило, число генів значно пе-

ревищує кількість хромосом. Це дає підставу припустити, що у кожній хромосомі локалізована велика кількість генів.

Гени, локалізовані в одній хромосомі, утворюють групу зчеплення і успадковуються разом. Спільне успадкування генів Томас Хант Морган запропонував називати зчепленим успадкуванням. Число груп зчеплення відповідає гаплоїдному набору хромосом.

Спосіб успадкування зчеплених генів відрізняється від успадкування генів, локалізованих у різних парах гомологічних хромосом.

Так, якщо при незалежному комбінуванні дигібрид $\begin{matrix} B & L \\ B & l \end{matrix}$ утворює чотири типи гамет (BL, Bl, bL і bl) у рівних кількостях, то такий же

дигібрид $\begin{matrix} B & L \\ b & l \end{matrix}$ утворює тільки два типи гамет: BL і bl у рівних кі-

лькостях, які повторюють комбінацію генів у хромосомах батьків.

Подальші дослідження Т. Моргана виявили, що зчеплення не завжди буває абсолютним. Причиною порушення зчеплення генів став кросинговер – перехрест хромосом, який відбувається у профазі I мейозу.

Було доведено, що чим далі один від одного розташовані гени у хромосомі, тим вище вірогідність перехреста і тим більше утворюється гамет із перекомбінуванням генів. Таким чином, частота кросинговеру між генами є пропорційною відстані між ними. В результаті кросинговеру збільшується комбінативна мінливість, яка дає матеріал для природного добору. У цьому й полягає біологічне значення кросинговеру.

Біологічне значення кросинговеру надзвичайно велике, оскільки генетична рекомбінація дає можливість створювати нові комбінації генів і забезпечити підвищення життєздатності організмів у процесі еволюції.

Успадкування генів (ознак), зчеплених зі статтю

Дуже давно було помічено, що у роздільностатевих організмів співвідношення статей звичайно становить 1 :1, тобто самці й самки зустрічаються з однаковою частотою. При вивченні хромосом у самців і самок ряду тварин були знайдені деякі відмінності в їх будові. В усіх клітин, як чоловічих, так і жіночих особин, є пари однакових (гомологічних) хромосом, але за однією парою хромосом вони відрі-

зняються. Так, у самки дрозифіли є дві паличкоподібні хромосоми (XX), а у самця – одна паличкоподібна, а інша вкорочена і зігнута (XY). Ці хромосоми (за якими відрізняються самки від самців) називаються статевими хромосомами, а решта хромосом – аутосомами.

Жіноча стать більшості організмів утворює однакові гамети, що містять тільки X-хромосоми, і називається гомогаметною. Чоловіча стать за даною ознакою утворює гамети двох типів (X і Y) і називається гетерогаметною. У деяких організмів (птахів, метеликів, плазунів) спостерігається протилежна картина: гетерогаметною є жіноча, а гомогаметною – чоловіча стать.

Від чого ж залежить народження чоловічих і жіночих особин? Розглянемо це на прикладі визначення статі у дрозифіли. У ході мейозу у самок утворюється один тип гамет, що містять гаплоїдний набір аутосом і одну X-хромосому. Самці утворюють два типи гамет, половина з яких містить три аутосоми і одну X-хромосому (3A + X), а половина – три аутосоми і одну Y-хромосому (3A + Y). Після запліднення яйцеклітин (3A + X) сперматозоїдами з X-хромосомами будуть формуватись особини жіночої статі (6A + XX), а від злиття яйцеклітин зі сперматозоїдами, що містять Y-хромосому, будуть розвиватись самці (6A + XY). Оскільки число чоловічих гамет з X- і Y-хромосомами однакове, то кількість самців і самок теж однакова.

Подібний процес визначення статі властивий всім ссавцям, у тому числі й людині.

Ознаки, гени яких локалізовані у статевих хромосомах, називаються зчепленими зі статтю. Наприклад, розвиток первинних (статеві залози, статеві шляхи і зовнішні статеві органи) і вторинних статевих ознак чоловічої статі визначають гени, локалізовані в Y-хромосомі. У разі відсутності Y- або другої X-хромосоми (44 + X) розвивається особина, яка називається інтерсекс – особина із проміжною статтю (синдром Шерешевського – Тернера), а людина, що має дві чи більше X-хромосом за наявності Y-хромосоми (44 + XXY), буде особою чоловічої статі (синдром Клайнфельтера).

X- та Y-хромосоми мають спільні гомологічні ділянки. У цих ділянках локалізовані гени, що визначають ознаки, які успадковуються однаково як у чоловіків, так і у жінок. Так, у людини спостерігається рецесивне злоякісне новоутворення пігментна ксеродерма – надчутливість до ультрафіолетового проміння, під впливом якого на відкритих частинах тіла з'являються плями спочатку у вигляді ластовиння, які з часом перетворюються на все більші та більші за розміром папіломи (родимки на ніжках) різної величини і форми і

нарешті пухлини; для 70–75 % хворих пігментна ксеродерма закінчується летально до часу настання статевої зрілості.

Крім гомологічних ділянок, X- і Y-хромосоми мають негомологічні ділянки. Негомологічна ділянка Y-хромосоми, окрім генів, що визначають чоловічу стать, містить гени, наприклад, перетинок між пальцями ніг у людини та волохатих вух. Патологічні ознаки, зчеплені з негомологічною ділянкою Y-хромосоми, передаються лише синам, оскільки вони одержують від батька Y-хромосому. Негомологічна ділянка X-хромосоми містить цілу низку рецесивних (для жінок) і домінуючих (для чоловіків – внаслідок їх гемізіготності) генів. Прикладом такого роду успадкування у людини є гемофілія, атрофія зорового нерва, нецукровий діабет, дальтонізм, облісіння.

Гемофілія – спадкова хвороба, у разі якої кров втрачає здатність до згортання. Поранення, навіть подряпина або удар, можуть викликати сильні зовнішні або внутрішні кровотечі, які нерідко закінчуються смертю. Це захворювання виявлено, за найрідкіснішим винятком, лише у чоловіків. Встановлено, що гемофілію обумовлює рецесивний ген, локалізований в X-хромосомі, тому гетерозиготні за цим геном жінки мають нормальну здатність крові до згортання.

Властивості генів і особливості їх прояву в ознаках

Ген – це ділянка молекули геномної нуклеїнової кислоти, що характеризується специфічною для нього послідовністю нуклеотидів, є одиницею функції, відмінної від функцій інших генів, і здатний змінюватися шляхом мутації. В ньому закодована інформація про РНК та первинну структуру білка.

Характер прояву дії гена може змінюватися в різних ситуаціях під впливом різних чинників. Розглянемо властивості генів і особливості їх прояву в ознаках:

- ген дискретний у своїй дії, тобто відособлений у своїй активності від інших генів;
- ген специфічний у своєму прояві, тобто відповідає за певну ознаку;
- ген може діяти градуально, тобто посилювати ступінь прояву ознаки при збільшенні числа домінуючих алелів (доза гена);
- один ген може впливати на розвиток різних ознак – це множинна, або плейотропна, дія гена;
- різні гени можуть однаково діяти на розвиток однієї й тієї самої ознаки (часто кількісних ознак) – це множинні гени, або полігени;

- ген може взаємодіяти з іншими генами, що призводить до появи нових ознак. Така взаємодія здійснюється опосередковано – через синтезовані під їх контролем продукти реакцій;

- дія гена може бути модифікована зміною його місцезнаходження у хромосомі (ефект положення) або дією різних чинників.

Одне з найважливіших відкриттів – мозаїчність генів. Виділяють дві групи генів – структурні та акцепторні. Структурні гени визначають структуру білків, що синтезуються у клітині, акцепторні гени слугують місцем приєднання певних ферментів.

У 1977–1978 рр. у структурних генах були знайдені ділянки ДНК, які не кодують білки, на них не відбувається транскрипція. У зв'язку з цим були введені терміни «екзон» та «інтрон». Екзон – це ділянка, з якої інформація переноситься на іРНК, а інтрон – ДНК, що «мовчить». ДНК, що «мовчить», становить у генотипі людини приблизно 95 %, і лише 5 % ДНК кодує білки, що синтезуються. Функції ДНК, яка «мовчить», поки не встановлені. Передбачається, що в ній зберігається інформація про еволюційні перетворення виду.

У 40-х роках ХХ ст. виявлені «стрибаючі» гени, які не мають свого постійного місця у хромосомі. Наприклад, у кукурудзи «стрибаючий» ген визначає забарвлення зерен. В наш час «стрибаючі» гени знайдено у багатьох досліджених організмів – бактерій, рослин, мишей, людини. У кішки, наприклад, близько 5 % генів не мають постійного місця у хромосомах і розташовуються у різних особин в різних ділянках хромосом.

Генотип як цілісна історично усталена система

Генотип – це сукупність генів (геном) та їх цитоплазматичних носіїв, які визначають розвиток усіх спадкових ознак і властивостей організму. При формуванні генетичних уявлень про зв'язок між геном і ознакою передбачається, що кожній ознаці відповідає особливий спадковий чинник, що зумовлює розвиток своєї ознаки. Проте прямі та однозначні зв'язки гена з ознакою насправді є швидше винятком, ніж правилом. Встановлено, що існує величезна кількість властивостей і ознак живих організмів, які визначаються двома, трьома або навіть багатьма парами генів, і навпаки, один ген часто впливає на багато ознак. Крім того, дія гена може бути змінена сусідніми генами або умовами зовнішнього середовища. Таким чином, в онтогенезі діють швидше не окремі гени, а весь генотип як цілісна система зі складними зв'язками і взаємодіями між генами. Більше того, ця система постійно змінюється у часі й удосконалюється.

В результаті генних, хромосомних і геномних мутацій весь час виявляються нові гени, формуються якісно нові хромосоми і навіть нові геноми. Гени, що виникають, можуть одразу взаємодіяти з генами, що вже існували, або модифікувати характер роботи останніх, навіть будучи рецесивними, тобто не виявленими самі по собі.

У кожного виду рослин і тварин генотип проявляє себе як цілісна система, що історично склалася до даного моменту.

Цитоплазматична спадковість

Провідна роль у генетичних процесах належить ядру і хромосомам. Разом з тим носіями спадкової інформації є й деякі органели цитоплазми (мітохондрії та пластиди), в яких міститься власна ДНК. Така інформація передається цитоплазмою, тому вона одержала назву цитоплазматичної (позаядерної, позахромосомної) спадковості. Причому ця інформація передається тільки через материнський організм, у зв'язку з чим називається ще материнською. Це зумовлене тим, що і у рослин, і у тварин яйцеклітина містить багато цитоплазми, а сперматозоїд її майже позбавлений (у деяких організмів містить тільки ядро).

Прикладом цитоплазматичної спадковості є явище цитоплазматичної чоловічої стерильності (ЦЧС). Воно було відкрите у 30-х роках минулого століття одночасно в СРСР М. І. Хаджиновим і у США М. Радсом у рослин кукурудзи, буряка, льону та ін.

Цитоплазматична спадковість характерна не тільки для рослин, а й для тварин і мікроорганізмів.

Річ у тім, що ядро і хромосоми характеризуються генетично обумовленою високою стійкістю до постійно змінних умов середовища. Водночас хлоропласти та мітохондрії розвиваються до деякої міри незалежно від клітинного поділу, безпосередньо реагуючи на дію різних чинників навколишнього середовища. Таким чином, вони мають потенційну нагоду забезпечити швидкі реакції організму на зміни зовнішніх умов.

Типи взаємодії неалельних генів

Якщо декілька генів визначають одну ознаку організму, то вони взаємодіють один з одним. При цьому у потомстві двох дигетерозигот може спостерігатися незвичайне розщеплення – $9 : 3 : 4$; $9 : 7$; $9 : 6 : 1$; $13:3$; $12:3:1$; $15:1$, тобто модифікації загальної менделівської формули ($9:3:3:1$). Відомі випадки взаємодії двох, трьох і більшого числа генів. Розрізняють такі основні типи взаємодії неалельних генів: комплементарність, епістаз і полімерія.

Комплементарною називається така взаємодія доміnantних генів, у результаті якої виникає нова ознака, відсутня в обох батьків. Наприклад, у випадку схрещування двох білоквіткових форм гороху в першому поколінні всі рослини мають пурпурні квітки, а у другому відбувається розщеплення на пурпурні та білоквіткові форми у співвідношенні 9:7. Ці спостереження дають змогу зробити висновок, що пурпурне забарвлення квітки зумовлене дією двох доміnantних генів одночасно. Наявність у генотипі лише одного доміnantного гена забарвлення, наприклад $AAbb$, $Aabb$ або $aaBB$, $aaBb$, не викликає синтезу пігменту, і рослини з таким генотипом мають білі квітки. При схрещуванні таких рослин виникає потомство з генотипом $AaBb$, в якому представлені обидва доміnantні гени (A і B). Сумісна дія цих генів викликає синтез пігментів і, як результат, появу рослин із пурпурними квітками.

Епістаз – такий тип взаємодії генів, при якому одна пара алелів може пригнічувати прояв іншої. Гени, що пригнічують дію інших генів, називаються епістатичними, інгібіторами або супресорами. Вони можуть бути як доміnantними, так і рецесивними. За зміною числа і співвідношення класів дигібридного розщеплення в F_2 визначають декілька типів епістатичних взаємодій: простий рецесивний епістаз ($a > B$; $a > b$ або $B > A$; $B > a$), який виражається в розщепленні 9:3:4; простий доміnantний епістаз ($A > B$; $A > b$ або $B > A$; $B > a$) із розщепленням 12:3:1 і т. д.

Полімерія – такий тип взаємодії генів, при якому декілька генів з однаковим фенотипним проявом контролюють успадкування однієї й тієї самої ознаки. Такі гени називають полімерними. Чим більше подібних генів у генотипі організму, тим сильніше прояв даної ознаки, тобто зі збільшенням кількості гена (A_1 ; A_2 , A_3 і т. д.) його дія сумується або акумулюється. Такий тип дії гена називають кумулятивною полімерією. За типом кумулятивної полімерії успадковується багато кількісних ознак, наприклад, колір шкіри у людини; молочність, яйценосність, маса та інші ознаки сільськогосподарських тварин; довжина колоса у злаків, вміст цукру в коренеплодах цукрового буряка та ін.

Інші типи взаємодії генів такі:

- модифікуюча дія генів. Гени – модифікатори підсилюють або ослаблюють дію інших генів. Від їх впливу більшою чи меншою мірою залежить плямистість у забарвленні шерсті у тварин, кучерявоперість курей;

- плейотропна (множинна) дія гена виявляється у впливі одного гена на прояв низки ознак. Наприклад, у дрозофіли один з генів визначає такі ознаки: білий колір очей, низьку плодючість, коротку тривалість життя;
- летальна дія гена. Летальні гени спричинюють загибель організмів до повного завершення їх розвитку. Наприклад, у людини рецесивний летальний ген викликає утворення внутрішніх спайок легенів, що призводить до загибелі організму при народженні. Один із генів у людини впливає на формування хряща, викликаючи потворність, що спричинює загибель плоду або новонародженого.

2.3 Мінливість та її види

Мінливістю називається загальна властивість живих істот набувати відмінностей між особинами одного виду.

До мінливості схильні всі ознаки організму.

У всіх людей під дією сонячних променів у шкірі утворюється темний пігмент – меланін і таким чином виникає загар. Отже, всі особини одного виду схоже змінюються під дією певного чинника навколишнього середовища. Подібні зміни всіх особин популяції будь-якого виду в подібних умовах існування відносять до модифікаційної (групової, визначеної) мінливості.

Модифікаційна мінливість не зачіпає гени організму і не передається з покоління до покоління. Модифікації спостерігаються тільки упродовж життя організму, що знаходиться в певних умовах.

Модифікаційна мінливість тієї чи іншої ознаки може бути дуже значною, але вона завжди контролюється генотипом організму. Наприклад, посиленням годуванням і добрим доглядом можна збільшити настриг шерсті з однієї вівці до 40 кг, проте ніякими зусиллями цей показник не можна збільшити до 200 кг.

Межі модифікаційної мінливості, контрольовані генотипом організму, називають нормою реакції. Одні ознаки (наприклад, молочність худоби) – мають широку норму реакції, інші (наприклад, колір шерсті) – вузьку.

Таким чином, можна сказати, що успадковується не сама ознака, а здатність організму (що визначається його генотипом) проявляти її більшою чи меншою мірою залежно від умов існування.

Модифікаційна мінливість характеризується такими основними властивостями:

- неуспадкокуванням;
- груповим характером змін;

- чіткою залежністю спрямованості змін від певної дії навколишнього середовища;
- нормою реакції – тобто межі цього виду мінливості визначаються генотипом організму.

Статистичні закономірності модифікаційної мінливості. Між особинами одного виду існують відмінності, оскільки різняться умови навколишнього середовища. Якщо розташувати особини в порядку збільшення або зменшення вираженості будь-якої ознаки (збільшення розмірів насіння або розмірів листків з одного дерева), то вийде ряд мінливості даної ознаки, названий варіаційним рядом. Він складається з окремих варіант. Графічний вираз мінливості ознаки називається варіаційною кривою.

У популяції найчастіше трапляються особини із середньою вираженістю ознаки. Це пояснюється тим, що чинники навколишнього середовища діють на організми різноспрямовано: одні з них більше, а інші – менш сприятливі для розвитку організму. Відхилення від норми спостерігаються в тому випадку, якщо всі чинники середовища сприятливо або несприятливо впливають на особину.

Види спадкової мінливості

До спадкової мінливості відносять зміни ознак живих істот, які пов'язані зі змінами генотипу (мутаціями) і передаються з покоління до покоління. Іноді ці зміни добре помітні фенотипово, наприклад, відсутність пігментів у шкірі та волоссі (альбінізм). Проте частіше мутації бувають рецесивними і у фенотипі виявляються тільки у тому випадку, коли вони наявні в гомозиготному стані.

Передача генетичного матеріалу від батьків до нащадків повинна відбуватися дуже точно, інакше види не зможуть зберегтися. Проте іноді відбуваються кількісні або якісні зміни в ДНК, і дочірні клітини одержують спотворений порівняно з батьківським набір генів. Такі помилки у спадковому матеріалі передаються наступному поколінню і називаються мутаціями (лат. – зміна). Організм, що одержав у результаті мутації нові властивості, називають мутантом. Мутаційна теорія була розроблена на початку ХХ ст. голландським ботаніком Гуго де Фризом.

Мутації мають ряд властивостей:

- виникають раптово, мутувати може будь-яка частина генотипу;
- частіше бувають рецесивними і рідше – домінантними;
- можуть бути шкідливими (більшість мутацій), нейтральними і корисними (дуже рідко) для організму;

- передаються від покоління до покоління;
- є стійкими змінами спадкового матеріалу;
- це якісні зміни, що, як правило, не утворюють безперервного ряду навколо середньої величини ознаки;
- можуть повторюватися.

Мутації відбуваються під впливом як зовнішніх, так і внутрішніх чинників. Розрізняють мутації генеративні – виникають у гаметах і соматичні – виникають у соматичних клітинах і зачіпають лише частину тіла; останні передаватимуться наступним поколінням тільки при вегетативному розмноженні.

За характером змін у генотипі мутації поділяють на декілька видів. Точкові, або генні, мутації є змінами в окремих генах. Це може відбутися у разі заміни, випадання або вставки одного або декількох нуклеотидів у молекулі ДНК.

Хромосомні мутації є змінами частин хромосом або цілих хромосом. Такі мутації можуть відбуватися в результаті делеції – втрати частини хромосоми, дуплікації – подвоєння якої-небудь ділянки хромосоми, дефішенсі – втрати кінцевої ділянки хромосоми, інверсії – повороту ділянки хромосоми на 180° , транслокації – відриву частини хромосоми і переміщення її в нове положення, наприклад, приєднання до іншої, негомологічної, хромосоми. Структурні хромосомні мутації, як правило, є шкідливими для організму.

При дефішенсі, делеціях і дуплікаціях змінюється кількість генетичного матеріалу. Ступінь фенотипної зміни залежить від того, наскільки великими є відповідні ділянки хромосом і чи містять вони важливі гени. Приклади дефішенсу відомі у багатьох організмів, включаючи людину. Тяжке спадкове захворювання синдром «котячого крику» (названий так за характером звуків, що їх вигукують хворі немовлята) зумовлене гетерозиготністю за дефішенсі у 5-й хромосомі. Цей синдром супроводжується розумовою відсталістю. Звичайно діти із таким синдромом рано помирають.

Дуплікації відіграють істотну роль в еволюції геному, оскільки можуть слугувати матеріалом для виникнення нових генів, тому що в кожній із двох раніше однакових ділянок можуть відбуватися різні мутаційні процеси.

При інверсіях і транслокаціях загальна кількість генетичного матеріалу залишається незмінною, змінюється лише порядок його розташування. Такі мутації теж відіграють значну роль в еволюції, оскільки схрещування мутантів із вихідними формами утруднене, а їх гібриди найчастіше стерильні. Тому тут можливе тільки схрещу-

вання між собою початкових форм. Якщо у таких мутантів виявиться сприятливий фенотип, вони можуть стати початковими формами для виникнення нових видів.

Генні, або точкові, мутації – результат зміни нуклеотидної послідовності молекули ДНК у певній ділянці хромосоми. Така зміна послідовності основ у даному гені відтворюється під час транскрипції у структурі іРНК і призводить до зміни послідовності амінокислот у поліпептидному ланцюзі, що утворюється в результаті трансляції на рибосомах. Існують різні типи генних мутацій, пов'язаних із додаванням, випаданням або перестановкою нуклеотидів у гені. Це дуплікація, вставки зайвої пари нуклеотидів, делеції (випадання пари нуклеотидів), інверсії або заміни пар нуклеотидів (АТ–ГЦ, АТ–ЦГ або АТ–ТА).

Ефекти генних мутацій надзвичайно різноманітні. Велика частина дрібних генних мутацій фенотипно не виявляється (оскільки вони рецесивні), однак відомий ряд випадків, коли зміна лише однієї основи у певному гені сильно впливає на фенотип. Одним із прикладів цього є серпоподібна клітинна анемія – захворювання, що спричинюється у людини заміною основи в одному з генів, відповідальних за синтез гемоглобіну. Це призводить до того, що у венозній крові еритроцити з таким гемоглобіном деформуються (із округлих стають серпоподібними) і швидко руйнуються. При цьому розвивається гостра анемія і зменшується кількість кисню, що переноситься кров'ю. Анемія викликає фізичну слабкість і навіть може призвести до порушень діяльності серця та нирок і ранньої смерті людей, гомозиготних за мутантним алелем.

Генні мутації виникають під впливом ультрафіолетового проміння, іонізуючого випромінювання, хімічних мутагенів та інших чинників. Особливо негативно впливає фон іонізуючої радіації нашої планети. Навіть невелике підвищення природного фону радіації, наприклад, у результаті випробувань ядерної зброї, може призвести до появи у кожному поколінні додатково 20 млн осіб із важкими спадковими порушеннями. Неважко уявити, яку небезпеку становлять не тільки для населення України, Білорусі та Росії, а й для всього людства такі події, як аварія на Чорнобильській АЕС.

Для кожного виду живих організмів характерне певне число хромосом. Наприклад, у шимпанзе соматичні клітини містять 48 хромосом, а статеві – удвічі менше – 24. Організми із відхиленнями від нормального числа хромосом називаються хромосомними мутантами.

Поліплоїдія і анеуплоїдія є результатом змін числа хромосом, тому належать до геномних мутацій, тобто змін числа хромосом, які кратні або не кратні гаплоїдному набору.

Поліплоїдія – це кратне збільшення гаплоїдного набору хромосом. Клітини з різним числом гаплоїдних наборів хромосом називають триплоїдними ($3n$), тетраплоїдними ($4n$), гексаплоїдними ($6n$), октаплоїдними ($8n$) і т. д.

Найчастіше поліплоїди утворюються через порушення розходження хромосом до полюсів клітини у мітозі. Це може бути викликано дією фізичних (висока і низька температура, радіоактивне випромінювання) і хімічних (колхіцин, вінбластин, аценафтен, хлороформ, ефір, хлоргідрит) чинників. Хімічні речовини типу колхіцину пригнічують утворення мітотичного веретена у клітинах, що знаходяться у стані поділу, в результаті чого подвоєні хромосоми не розходяться, а клітина виявляється тетраплоїдною.

Розрізняють дві форми поліплоїдії – **автополіплоїдію** та **алополіплоїдію**.

Автополіплоїдія виникає на основі кратного збільшення гаплоїдного набору хромосом індивідуума певного виду. Якщо позначити основне число хромосом (геном) буквою A , то A відповідатиме гаплоїду, AA – автодиплоїду, AAA – автотриплоїду і т. д.

Алополіплоїдією, або **амфиплоїдією**, називається явище, що виникає на основі кратного збільшення геномів різних видів. Так, якщо у міжвидового гібрида з'єднуються геноми A і B , то одержаний від нього алотетраплоїд буде $AABV$.

Відомо, що при віддаленій гібридизації спостерігається безплідність, оскільки їх генеративні клітини не мають гомологічних хромосом для кон'югації і утворюють нежиттєздатні гамети, які гинуть під час першого ж поділу. Для подолання безплідності гібридів у цьому випадку використовують поліплоїдію. При кратному збільшенні числа хромосом кожна хромосома має гомолога. Гамети такого поліплоїдного гібрида утворюють тетраплоїдні зиготи ($2n$ хромосом одного і $2n$ хромосом іншого виду). Такі форми називаються алотетраплоїдами.

Поліплоїдія призводить до зміни ознак організму, тому є важливим джерелом мінливості у процесах еволюції та селекції.

Анеуплоїдія, або гетероплоїдія, – одна з форм спадкової мінливості. У анеуплоїдів нормальне число хромосом збільшується або зменшується менше, ніж на цілий набір. Анеуплоїди виникають тоді,

коли не розходяться хроматиди окремих хромосом у мітозі або окремі гомологічні хромосоми у мейозі.

Анеуплоїди трапляються як у рослин і тварин, так і в людини. Анеуплоїдні рослини мають низьку життєздатність і плодючість, а у людини анеуплоїдія може бути причиною безплідності, але в таких випадках вона не успадковується. У дітей, матері яких народжували їх у віці старше 38 років, частота анеуплоїдії підвищена (до 2,5 %).

Комбінативна мінливість також належить до спадкових форм мінливості. Вона зумовлена перегрупуванням генів у процесі злиття гамет і утворення зиготи, тобто при статевому процесі. Подібність між комбінативною і мутаційною мінливістю полягає в тому, що в обох випадках потомство одержуватиме набір генів кожного з батьків. При комбінативній мінливості в результаті злиття батьківських гамет виникають нові комбінації генів, проте самі гени і хромосоми залишаються незмінними.

Спадкові хвороби людини

До цього часу зареєстровано понад 2 тис. спадкових хвороб людини, причому більшість із них пов'язана із психічними розладами.

За даними Всесвітньої організації охорони здоров'я, щорічно реєструється в середньому три нові спадкові захворювання. За даними досліджень, проведених А. Стівенсоном у Північній Ірландії, близько 4 % новонароджених мають серйозні генетичні дефекти. Ця цифра не включає викиднів і мертвонароджених, частота яких становить близько 14 % зареєстрованих вагітностей. Вивчення і можливе запобігання наслідкам генетичних дефектів людини – предмет медичної генетики.

Умовно спадкові хвороби можна поділити на три групи:

захворювання обміну речовин,

молекулярні хвороби, які звичайно є результатом генних мутацій, хромосомні хвороби.

Хвороби обміну речовин людини трапляються з частотою в середньому 1 – 4:100 000. У разі вроджених порушень метаболізму фенотипний прояв пов'язаний з відсутністю або надлишком продукту певної біохімічної реакції. Наприклад, хвороба фенілкетонурія спричинюється рецесивно успадкованою відсутністю синтезу ферменту фенілаланінгідроксилази, який каталізує перетворення амінокислоти фенілаланіну на тирозин. Це призводить до синтезу токсичних продуктів, що спричиняють недоумство і безліч інших захворювань, пов'язаних з ураженням центральної нервової системи.

Своєчасне переведення новонародженого вже із перших тижнів життя на спеціальну дієту, позбавлену фенілаланіну, запобігає розвитку захворювання.

Причиною цукрового діабету є дефіцит гормону інсуліну. Лікування проводиться шляхом введення в організм гормону, якого бракує і який одержують звичайно із підшлункової залози великої рогатої худоби, а останнім часом – з бактерій, в яких введено інсуліновий ген людини.

Хромосомні хвороби зумовлені зміною структури або числа хромосом. Характерною відмінністю більшості хромосомних хвороб, причинами яких виявляються генні мутації, є їх вторинне виникнення, а не успадкування від попередніх поколінь. Хромосомні та геномні мутації виникають як у гаметогенезі батьків, так і безпосередньо у зиготі чи на ранніх стадіях дроблення. У людини виявлено всі типи мутацій – від генних і хромосомних до геномних, включаючи полі- та анеуплоїдію.

Особливо важкими є моногамії. Вважають, що близько 20 % випадків моногамії закінчуються летально ще у перші доби ембріонального розвитку або призводять до загибелі зародка на пізніших стадіях (спонтанні аборти). Моносомія організму описана для X-хромосоми. Це синдром Шерешевського–Тернера (44 + X), що проявляється у жінок, для яких характерні патологічні зміни комплекції (малий зріст, коротка шия), порушення статевої системи (відсутність більшості жіночих вторинних статевих ознак), розумова відсталість. Жінки-трисоміки (44 + XXX) відрізняються порушеннями статевого, фізичного і розумового розвитку (трипло-їкс-синдром). Чоловіки із синдромом Клайнфельтера (44 + XXU) характеризуються недорозвиненими гонадами, дегенерацією сім'яних каналців, нерідко розумовою відсталістю, високим зростом за рахунок непропорційно довгих ніг тощо.

З числа аутосомних хвороб найбільше вивчена трисомія за 21-ю хромосомою, або синдром Дауна. Типові ознаки хворих із трисомією 21 – маленький ніс із широким плоским переніссям, розкосі очі з епікантусом – нависаючою складкою над верхньою повікою, деформовані невеликі вушні раковини, напіввідкритий рот, розумова відсталість. Близько половини хворих мають порок серця і великих судин. Існує прямий зв'язок між ризиком народження дітей із синдромом Дауна і віком матері 22–40 % дітей із цією хворобою народжують матері старше 40 років, які становлять лише 2–3 % жінок

дітородного віку. Прикладом спадкової зчепленої зі статтю ознаки є дальтонізм і гемофілія.

Основним шляхом запобігання спадковим хворобам у людини є їх профілактика.

Для цього у багатьох країнах світу існує мережа установ, які забезпечують медико-генетичне консультування населення. У першу чергу його послугами повинні користуватись особи, що беруть шлюб, у яких є генетично «ризиковані» родичі. Генетична консультація обов'язкова при одруженні родичів, осіб старше 30–40 років, а також осіб, які працюють на виробництві зі шкідливими умовами праці. Лікарі і генетики можуть визначити ступінь ризику народження генетично неповноцінного потомства і забезпечити контроль за дитиною у період її внутрішньоутробного розвитку. У разі народження хворої дитини іноді можливе її медикаментозне, дієтичне і гормональне лікування. Наочним прикладом, що підтверджує можливості медицини у боротьбі зі спадковими хворобами, є поліомієліт. Ця хвороба характеризується спадковою схильністю, проте безпосередньою причиною захворювання є інфекція. Проведення масової імунізації дітей проти збудника хвороби – вірусу – дало можливість позбавити всіх спадково схильних до неї від тяжких наслідків цього захворювання.

З розвитком медицини збільшується ймовірність виявлення спадкових хвороб. Заходи, які запроваджуються для ранньої діагностики спадкових захворювань, можуть запобігти їх розвитку. Для багатьох спадкових хвороб стала можливою пренатальна діагностика (тобто здійснювана до народження). Цей метод амніоцентеза ґрунтується на одержанні за допомогою шприца 10–15 мл амніотичної рідини, в якій знаходяться клітини плоду. Такий зразок центрифугуванням розділяють на клітини, які культивують на живильному середовищі, і надосадкову рідину, в якій визначають співвідношення метаболітів, що вказують на нормальний і патологічний стан розвитку плоду. Ембріональні клітини, що культивують, використовують для визначення числа хромосом і з'ясування наявності можливих хромосомних аномалій.

Контрольні запитання і завдання

1. Дайте визначення основних генетичних понять.
2. Охарактеризуйте сучасні методи генетичних досліджень.
3. Сформулюйте закони Менделя.

4. Які вам відомі властивості генів і особливості їх прояву в ознаках.

5. Що таке кросинговер і яке його біологічне значення.

6. Що таке мінливість і які її види вам відомі?

7. Які спадкові хвороби людини супроводжуються порушенням психічних функцій?

РОЗДІЛ 3 РОЗМНОЖЕННЯ

3.1 Способи розмноження. Їх біологічне значення

Розмноження – здатність відтворювати нове покоління особин того самого виду, властиве всім живим організмам. У процесі розмноження відбувається передача генетичного матеріалу від батьків до нащадків. Завдяки розмноженню здійснюється безперервність існування виду, збільшується чисельність особин.

При нестатевому розмноженні гамети не утворюються; в ньому бере участь тільки один організм. При цьому одна або кілька клітин тіла батьківської особини ділиться, в результаті чого утворюються нові організми, генетично ідентичні батьківським.

Потомство однієї батьківської особини, генетично ідентичне їй, називається клоном.

Нестатеве розмноження підсилює значення стабілізуючого природнього відбору.

Нестатеве розмноження може відбуватися багатьма способами. В одноклітинних еукаріот нестатеве розмноження – це мітотичне ділення. У прокаріот – ділення нуклеотиду, у багатоклітинних форм – вегетативне.

1. Поділ клітин навпіл. Характерний для бактерій і найпростіших. У разі бінарного поділу з однієї материнської клітини утворюються дві ідентичні дочірні клітини. В результаті множинного поділу спочатку багаторазово ділиться ядро, а потім утворюється велика кількість дочірніх клітин. Наприклад, після проникнення малярійного плазмодія у клітини печінки людини одночасно утворюється близько 1 тис. дочірніх клітин, які вражають еритроцити.

2. Утворення спор. Спора – спеціалізована клітина, вкрита захисною оболонкою. Спори переважно одноклітинні, рідше двота багатоклітинні. Характерні для більшості нижчих і всіх вищих спо-

рових рослин. Утворюються у спорангіях (ендоспори) або на поверхні материнського організму (екзоспори). Спори можуть поширюватися за допомогою води чи вітру (апланоспори) або самостійно за допомогою джгутиків у водному середовищі (зооспори). Спори переважно містять гаплоїдне ядро, хоч трапляються і з диплоїдним набором хромосом.

3. **Брунькування** здійснюється шляхом утворення на материнському організмі особливого виросту – бруньки, з якої розвивається нова особина. Брунька через деякий час може відділятися у вигляді нового організму або ж залишатися назавжди на материнській особині. Так розмножуються дріжджі, деякі мохи, губки, кишковопорожнинні, деякі інфузорії.

4. **Фрагментація** – розмноження фрагментами тіла. При цьому організм ділиться на декілька частин, кожна з яких дає початок новому організму. Характерна для нитчастих водоростей, немертин (морських червів).

5. **Вегетативне розмноження** забезпечується відділенням від материнського організму багатоклітинних частин – коренів, листків, пагонів та їх видозмін (бульб, цибулин, коренеплодів тощо).

Явище регенерації та його біологічне значення

Регенерацією називають відновлення організмом втрачених або пошкоджених тканин та органів, а також відновлення цілого організму з його частини. Здатність до регенерації – універсальна властивість усього живого, що тією чи іншою мірою притаманна усім організмам.

У рослин регенерація спостерігається під час затягування поранень травматичною тканиною – калюсом, під час весняного відновлення листків чи талому.

У багатьох безхребетних тварин (у губок, гідр та ін.) цілий організм відновлюється із невеликого шматочка тіла. У земноводних можуть відновлюватися кінцівки, хвіст, внутрішні органи. У ссавців здатність до регенерації проявляється в можливості відновлювати окремі тканини. У них розрізняють репаративну – утворення нових структур замість видалених або відмерлих внаслідок пошкодження (загоювання ран, відростання кінцівок тощо) та фізіологічну регенерацію – утворення структур, втрачених у процесі нормальної життєдіяльності через закінчення періоду їх функціонування (наприклад, кровотворення, заміна верхніх шарів шкіри).

Статеве розмноження зустрічається в основному у вищих організмів. Це більш пізній вид розмноження (існує близько 3 млрд ро-

ків). Воно забезпечує значну генетичну різноманітність і, отже, більшу фенотипічну мінливість потомства; організми отримують великі еволюційні можливості, виникає матеріал для природного відбору.

Крім статевого розмноження, існує статевий процес. Суть його полягає в тому, що обмін генетичною інформацією між особинами відбувається, але без збільшення числа особин. Формуванню гамет у багатоклітинних передують мейоз. Статевий процес полягає в об'єднанні спадкового матеріалу від двох різних джерел (батьків).

При статевому розмноженні потомство генетично відрізняється від своїх батьків, оскільки між батьками відбувається обмін генетичною інформацією.

Основою статевого розмноження є мейоз. Батьками є дві особи – чоловіча і жіноча, вони виробляють різні статеві клітини. В цьому проявляється статевий диморфізм, який відображає відмінність завдань, що виконуються при статевому розмноженні чоловічим і жіночим організмами.

Статеве розмноження здійснюється через **гамети** - статеві клітини, що мають гаплоїдний набір хромосом і виробляються в батьківських організмах. Злиття батьківських клітин призводить до утворення зиготи, з якої в подальшому утворюється організм-нащадок. Статеві клітини утворюються в гонадах – статевих залозах (у яєчниках у самок і сім'яниках у самців).

Процес утворення статевих клітин називається гаметогенезом (овогенезом у самок і сперматогенезом у самців).

Якщо чоловічі і жіночі гамети утворюються в організмі однієї особини, то її називають гермафродитною. Гермафродит буває істинний (особина має гонади обох статей) і помилковий гермафродитизм (особина має статеві залози одного типу – чоловічого або жіночого, а зовнішні статеві органи і вторинні статеві ознаки обох статей).

Отже, статевим називають розмноження, при якому потомство утворюється в результаті злиття спеціальних гаплоїдних статевих клітин – гамет. Статеві клітини (гамети) містять гаплоїдний набір хромосом ($1n$). Жіноча статеві клітина – яйцеклітина – у вищих рослин і хребетних тварин є нерухомою, звичайно вона більша за чоловічі гамети, оскільки містить запас поживних речовин.

Чоловічі гамети – сперматозоїди.

Сперматозоїди можуть пересуватися за допомогою одного або декількох джгутиків. У багатоклітинних тварин гамети формуються у статевих залозах.

Види статевого розмноження

У одноклітинних організмів виділяють дві форми статевого розмноження – копуляцію і кон'югацію.

При кон'югації (наприклад, у інфузорій) спеціальні статеві клітини (статеві особини) не утворюються. У цих організмів є два ядра – макро- і мікронуклеус. Зазвичай інфузорії розмножуються діленням надвоє. При цьому мікронуклеус спочатку ділиться мітотично. З нього формується стаціонарне і мігруюче ядра, що мають гаплоїдний набір хромосом. Потім дві клітини зближуються, між ними утворюється протоплазматичний місток. По ньому відбувається переміщення в цитоплазму партнера мігруючого ядра, яке потім зливається зі стаціонарним. Формуються звичайні мікро- і макронуклеуси, клітини розходяться. Оскільки при цьому процесі не відбувається збільшення кількості особин, то говорять про статевий процес, а не про статеве розмноження. Проте відбувається обмін (рекомбінація) спадковою інформацією, тому нащадки генетично відрізняються від своїх батьків.

При копуляції (у найпростіших) відбуваються утворення статевих елементів і їх попарне злиття. При цьому дві особини набувають статевих відмінностей і повністю зливаються, утворюючи зиготу. Відбуваються об'єднання і рекомбінація спадкового матеріалу, тому особини генетично відмінні від батьківських.

У процесі еволюції міра відмінності гамет наростає. Спочатку має місце проста ізогамія, коли статеві клітини ще не мають диференціювання. При подальшому ускладненні процесу виникає анізогамія: чоловічі й жіночі гамети розрізняються, проте не якісно, а кількісно (у хламідомонад). Нарешті, у водорості вольвокса велика гамета стає нерухомою і найбільшою з усіх гамет. Така форма анізогамії, коли гамети різко різні, називається оогамією. У багатоклітинних тварин (у тому числі у людини) має місце виключно оогамія. Серед рослин ізогамія і анізогамія зустрічаються тільки у водоростей.

Нетипове статеве розмноження.

До такого відносять – партеногенез, гіногенез, андрогенез, поліембріонію, подвійне запліднення у покритосім'яних рослин. Партеногенез (невинне розмноження). Дочірні організми розвиваються з незапліднених яйцеклітин. Відкритий в середині XVIII ст. швейцарським натуралістом Ш. Бонні.

Значення партеногенезу : 1) розмноження можливе при рідкісних контактах різностатевих особин; 2) різко зростає чисельність

популяції, оскільки потомство, як правило, численне; 3) зустрічається в популяціях з високою смертністю упродовж одного сезону.

Види партеногенезу:

1) **облігатний** (обов'язковий) партеногенез. Зустрічається в популяціях, що складаються виключно з особин жіночої статі (у кавказької скелястої ящірки). При цьому вірогідність зустрічі різностатевих особин мінімальна (скелі розділені глибокими ущелинами). Без партеногенезу уся популяція виявилася б на межі вимирання;

2) **циклічний** (сезонний) партеногенез (у дафній, коловерток). Зустрічається в популяціях, які історично вимирали у великих кількостях в певну пору року. У цих видів партеногенез поєднується зі статевим розмноженням. При цьому в літній час існують тільки самиці, які відкладають два види яєць, – великі і дрібні. З великих яєць партеногенетично з'являються самиці, а з дрібних – самці, які запліднюють яйця, що лежать взимку на дні. З них з'являються виключно самиці;

3) **факультативний** (необов'язковий) партеногенез. Зустрічається у громадських комах (ос, бджіл, мурашок). У популяції бджіл із запліднених яєць виходять самиці (робочі бджоли і цариці), з незапліднених – самці (трутні). У цих видів партеногенез існує для регулювання чисельного співвідношення статі в популяції. Виділяють також природний (існує в природних популяціях) і штучний (використовується людиною) партеногенез. Цей вид партеногенезу досліджував В. Тихомиров. Він добився розвитку незапліднених яєць шовковичного шовкопряда, дратуючи їх тонким пензликом або занурюючи на декілька секунд в сірчану кислоту (відомо, що шовкову нитку дають тільки самиці).

Гіногенез (у костистих риб і деяких земноводних). Сперматозоїд проникає в яйцеклітину і лише стимулює її розвиток. Ядро сперматозоїда при цьому з ядром яйцеклітини не зливається і гине, а джерелом спадкового матеріалу для розвитку нащадка служить ДНК ядра яйцеклітини.

Андрогенез. У розвитку зародка бере участь чоловіче ядро, привнесене до яйцеклітини, а ядро яйцеклітини при цьому гине. Яйцеклітина дає лише поживні речовини своєї цитоплазми.

Поліембріонія. Зигота (ембріон) ділиться на декілька частин безстатевим способом, кожна з яких розвивається в самостійний організм. Зустрічається у комах (наїзників), броненосців. У броненосців клітинний матеріал спочатку одного зародка на стадії бластули

рівномірно розділяється між 4–8 зародками, кожен з яких надалі дає повноцінну особину.

До цієї категорії явищ можна віднести появу однайцевих близнюків у людини.

3.2 Життєвий цикл клітини. Мітоз

Розмноження, або відтворення собі подібних, є невід'ємною властивістю всіх живих організмів – від вірусів до людини. Цей процес забезпечує існування в часі кожного виду рослин і тварин, підтримання його чисельності і спадковості між окремими поколіннями. Тільки внаслідок розмноження (поділу) існуючих клітин можуть утворюватися нові. Ріст, індивідуальний розвиток і постійне самооновлення тканин багатоклітинних організмів визначаються процесами поділу клітин. Підтримання життя таких особин у часі також зумовлюється розмноженням клітин, оскільки тривалість життя більшості клітин коротша, ніж особини.

Поділ клітин – основа розмноження та індивідуального розвитку організмів. Усі клітини багатоклітинного організму утворюються внаслідок розмноження (поділу) існуючих клітин. Поділ клітин відбувається шляхом мітозу (гр. – нитка) та амітозу (точніше, поділ клітини супроводжується мітозом або амітозом; див. далі). Ріст організму і постійне самооновлення всіх його тканин і органів також пов'язані з процесом поділу клітин.

Комплекс процесів, внаслідок яких з однієї клітини утворюються дві нові, прийнято називати мітотичним (клітинним) циклом.

Він включає період власне мітозу, цитокінез (процес поділу цитоплазми між двома дочірніми клітинами) та інтерфазу. Інтерфаза передуює поділу клітин і є досить важливим підготовчим періодом: 1) клітина виконує свою функцію; 2) синтезує необхідні речовини для наступного поділу.

Під час інтерфази у клітині здійснюються всі основні процеси обміну речовин та енергії. Хромосоми в цей період хоч і невидимі, але продовжують зберігати свою індивідуальність, що підтверджують дані спеціальних експериментів. Складові частини їх – молекули ДНК – перебувають у деспіралізованому (розкрученому) стані і спрямовують синтетичні реакції у клітині. Перед поділом здійснюється процес самоподвоєння молекул ДНК у хромосомах ядра (редуплікація). Подвійний ланцюг молекули ДНК під впливом спеціального ферменту поступово розкручується на два одинарні, і до кожного з них за принципом комплементарності відразу ж приєднують-

ся вільні нуклеотиди. Так заново відновлюється подвійна структура ДНК. Однак тепер уже таких подвійних молекул виходить дві замість однієї. Тому синтез ДНК і дістав назву саморепродукції, або реплікації: кожна молекула ДНК начебто сама себе подвоює. Саморепродукція молекул ДНК забезпечує подвоєння числа хромосом, тобто кожна із гомологічних хромосом складається із двох хроматид. Із двох ідентичних молекул ДНК (хроматид) одна відходить до одного полюса клітини, що ділиться, друга – до іншого. Тому дві дочірні клітини, які виникають внаслідок поділу, отримують весь обсяг біохімічної і генетичної інформації, який містила ядерна ДНК материнської клітини.

До числа найважливіших змін у клітині, які відбуваються в інтерфазі і готують клітину до поділу, належать спіралізація і скорочення хроматид; подвоєння центріолей; синтез білків майбутнього ахроматинового веретена, синтез високоенергетичних сполук (в основному АТФ). Клітина припиняє свій ріст і готова вступити в профазу мітозу.

Мітоз – складний процес поділу ядра, внаслідок якого відбувається точний розподіл комплексу хромосом з наявною в них ДНК між дочірніми клітинами.

Процес мітозу поділяють на чотири фази: профаза, метафаза, анафаза і телофаза, кожна з яких без різкої межі змінює одна одну.

Профаза. На самому початку профазі дві центріолі клітинного центру відходять одна від одної до протилежних полюсів клітини, ядро клітини збільшується в розмірах у 1,5 рази. Тоненькі й довгі нитки хроматину (інтерфазна хромосома), яких практично не видно під оптичним мікроскопом в інтерфазному ядрі, вкорочуються і товщають, стають добре помітними хромосомами. Між грудочками хроматину, які в інтерфазі були ділянками спіралізованих хромосом (гетерохроматин), у профазі з'являються щільні нитки із знову спіралізованих хромосом, внаслідок чого утворюються паличкоподібні хромосоми. На початку профазі хромосоми розміщені хаотичним клубком, але вже на цій стадії видно, що кожна хромосома складається з двох спіралеподібних ниток – хроматид, які прилягають одна до одної по всій довжині, але сполучені між собою лише в ділянці первинної перетяжки (центромери). Центромера – це найтонша (найменш спіралізована) ділянка хромосоми, яка ділить хромосому на два плеча. Місце розташування центромери у кожній парі хромосом постійне, воно зумовлює їхню форму.

Залежно від місця розташування центромери розрізняють метацентричні (плечі майже однакові), субметацентричні (плечі різної довжини) та акроцентричні (одне плече майже непомітне) хромосоми. У деяких хромосом можуть бути і вторинні перетяжки. В кінці профазі зникає ядерце і розчиняється оболонка ядра під дією ферментів. У результаті клубок хромосом виявляється в центральній частині клітини. Одночасно з'являється ахроматинова фігура, що складається з тонких ниток, які йдуть від полюсів клітини (або від центріолей у клітинах тварин). Ахроматинова фігура має вигляд веретена (її називають веретенном поділу), загостреними кінцями вона спрямована до полюсів клітини, а розширена її частина розташовується в центрі клітини.

Ахроматинові нитки – це тоненькі трубочки, одні з яких короткі і прикріплені одним кінцем до первинної перетяжки хромосоми, а іншим до центріолей (або до “полярної шапочки” у вищих рослин), інші – довгі, вони зв'язують обидва полюси веретена. За своїм хімічним складом це білки, які здатні до скорочення.

Метафаза. В цю фазу хромосоми переміщуються по цитоплазмі і розташовуються впорядковано в середній (екваторіальній) площині клітини, перпендикулярній до ниток ахроматинової фігури. Хромосоми в цей час мають найменші розміри, під мікроскопом добре видно, що вони складаються з двох сполучених між собою в первинній перетяжці хроматид. Саме в цій фазі структура та індивідуальні особливості кожної хромосоми помітні особливо чітко. У клітинах організму людини найбільші хромосоми в цей період мають розміри близько 10 мкм, а найменші – близько 2 мкм. Визначення числа і вивчення структури хромосом зазвичай проводять у цю фазу (“метафазна пластинка”).

Анафаза. В цю фазу парні хроматиди (це одна хромосома) відділяються одна від одної і починають швидко переміщуватися до протилежних полюсів клітини. Кожна хроматида при цьому стає самостійною дочірньою (точніше, сестринською) хромосомою. Хромосоми, що розходяться, набувають форми зігнутих під гострим кутом ниток, причому місце згину розташоване в ділянці центромери і спрямоване до полюса клітини, а кінці хромосом – по її центру. Кількість хромосом і їхня структура на кожному полюсі клітини однакові, оскільки одна хроматида і кожної хромосоми виявляється на протилежному полюсі.

Рух усіх хромосом в анафазі розпочинається одночасно внаслідок скорочення ниток ахроматинової фігури. Наприкінці анафази на

двох протилежних полюсах клітини є щільні скупчення із хромосом, структура яких стає менш чітко видимою внаслідок поступової деспіралізації їх.

Телофаза. Внаслідок деспіралізації хромосом утворюються клубки із довгих ниток, які переплітаються одна з одною, що характерно для ядра в період між поділами. Навколо кожного з клубків виникає ядерна оболонка, з'являються ядерця. У цитоплазмі зникають ахроматинові нитки і клітина поділяється на дві частини (цитокінез) шляхом перешнурування в екваторіальній площині (у тварин) або шляхом утворення перегородки з мембран ендоплазматичної сітки (у рослин). Органели клітини при цьому розподіляються між дочірніми клітинами більш-менш рівномірно.

Після закінчення мітозу обидві дочірні клітини переходять у порівняно довгий період інтерфази. Тривалість кожної з фаз мітозу різна. У клітинах ссавців профаза триває 25–30 хв, метафаза – 6–15, анафаза – 8–14, телофаза – 10–40 хв. У рослин і холоднокровних тварин тривалість мітозу змінюється залежно від температури.

Біологічне значення мітозу полягає не лише у збільшенні кількості клітин, а й у чіткому розподілі хромосом і всього генетичного матеріалу клітини між двома дочірніми клітинами. Порушення нормального перебігу мітозу й утворення зміненого числа хромосом у дочірніх клітинах призводить до значних порушень нормальних функцій і навіть до загибелі клітин.

На відміну від мітозу, під час амітозу (прямого поділу клітин) зберігається інтерфазна структура ядра і хромосоми під оптичним мікроскопом є невидимими. Ядро при цьому поділяється шляхом перетяжки на дві відносно однакові частини. Точного розподілу ДНК між ними не буває. Інколи після поділу ядра перешнуровується цитоплазма й утворюються дві клітини. В інших випадках клітина залишається двоядерною. Амітоз зазвичай спостерігається у приречених на загибель диференційованих клітинах (м'язових, епітеліальних), а також в інших клітинах у разі їх опромінення та деяких хвороб (наприклад, у разі злоякісних перероджень). Клітини, що утворилися внаслідок амітозу, мають порушений набір хромосом і, як правило, швидко гинуть (наприклад, клітини зародкових оболонок ссавців).

Видова стабільність числа хромосом, їхня індивідуальність і наступність. Хромосоми були відкриті за допомогою оптичного мікроскопа ще наприкінці XIX ст. Морфологія хромосом у різних організмів детально описана для клітин, що діляться мітотичним шляхом,

у першій половині нашого століття. В ядрі інтерфазних клітин хромосоми у той період виявити не вдалося. Тому раніше вважали, що хромосоми – це структури, які з'являються лише в період мітозу і відсутні у проміжках між поділами. Проте згодом вдалося розгледіти під електронним мікроскопом хромосоми і в інтерфазному ядрі. Виявилось, що це постійні компоненти клітин, причому кількість і морфологія хромосом є специфічними для кожного виду організмів. Структура одних і тих самих хромосом значно різниться в інтерфазних клітинах і клітинах, що діляться. В ядрі інтерфазної клітини хромосоми під електронним мікроскопом мають вигляд слабо спіралізованих і дуже тонких ниток (завтовшки близько 14 нм, завдовжки – 1000 мкм і більше). У тих самих клітинах, але на стадії метафази, хромосоми добре видно під оптичним мікроскопом як паличко- або ниткоподібні структури. Довжина їх у різних організмів зазвичай коливається від 1 до 50 мкм, а у клітинах організму людини метафазні хромосоми мають розміри 1,5–10 мкм.

Кожний вид рослин і тварин у нормі має певне і стале число хромосом, які можуть різнитися за розмірами і формою. Тому можна вважати, що число хромосом і їхні морфологічні особливості – це характерна ознака даного виду. Ця особливість відома під назвою правила сталості числа хромосом. Сукупність ознак хромосомного набору (число, розмір, форма хромосом) становить каріотип. Це найважливіша цитогенетична характеристика виду. Сталість каріотипу підтримується механізмами мітозу та мейозу. Зміни каріотипу можуть відбуватися внаслідок хромосомних і геномних мутацій. Число хромосом у клітині не залежить від рівня розвитку і філогенетичної спорідненості – воно може бути однаковим у далеких один від одного видів і відрізнятися – у близьких.

У наступних поколіннях клітин організмів одного виду зберігається не лише стале число хромосом, а й їхні індивідуальні особливості. Це відбувається внаслідок того, що кожна хромосома під час поділу клітини відтворює собі подібну (авторепродукція). В цьому полягає правило неперервності хромосом.

Диплоїдний і гаплоїдний набори хромосом. У соматичних клітинах організмів будь-яких рослин і тварин кількість хромосом зазвичай виражається парним числом, причому такий набір завжди містить парні, ідентичні за розміром і будовою хромосоми. Це означає, що якщо в соматичній клітині виявлено яку-небудь дуже велику (або маленьку) хромосому, то в цій клітині має бути і друга хромосома точно такої самої будови. Хромосоми, які становлять одну ідентичну

пару, називають гомологічними. Винятком із цього правила є статеві хромосоми. Вони можуть бути представлені парою різних за своєю будовою хромосом, які дістали назву гетерохромосом. Парний набір хромосом у соматичних клітинах називають диплоїдним і позначають $2n$. Із кожної пари гомологічних хромосом, які є в соматичних клітинах, у статевих клітинах є лише одна. Тому в статевих клітинах кількість хромосом вдвічі менша, ніж у соматичних. Такий набір називають гаплоїдним. У гаплоїдному наборі немає гомологічних хромосом і кожна хромосома відрізняється від решти. Гаплоїдний набір хромосом виникає у процесі дозрівання статевих клітин (Мейоз). Під час запліднення статеві клітини зливаються й утворюється зигота, в якій із двох гаплоїдних наборів виникає один диплоїдний (тобто відновлюється число хромосом, характерне для соматичних клітин даного організму).

ДНК і білки – основа хромосом. Як зазначалось вище, хромосоми складаються із хроматину – сполуки ДНК і білків (гістонів). Цей комплекс має складну просторову конфігурацію. Характер сполучення (упаковка) у хромосомі однієї досить довгої молекули ДНК (довжина її досягає сотень і навіть тисяч мікрометрів) і численних, порівняно компактних молекул білків цілком ще не з'ясований. Вважають, що ланцюг із багатьох молекул білків міститься всередині, а ДНК закручена навколо нього у вигляді спіралі. Крім цих двох основних сполук у хроматині виявлено невеликі кількості РНК, ліпідів і деяких солей.

3.3 Мейоз. Характеристика, біологічне значення

Мейоз, або редукційний поділ, – своєрідний тип поділу ядра еукаріотів, для яких властиве статеве розмноження. Характерним для нього є зменшення числа хромосом і кількості ДНК удвічі. Це досягається за рахунок двох послідовних поділів з одноразовим подвоєнням числа хромосом. У кожному з поділів клітин є профаза, метафаза, анафаза і телофаза. Найважливіші процеси відбуваються у профазі першого поділу, який має найбільшу тривалість. На початку профазі кожна хромосома складається з двох спіралізованих хроматид, сполучених між собою в місці центромери. Згодом гомологічні хромосоми наближаються одна до одної і кон'югують між собою. Вони тісно прилягають одна до одної по всій довжині й обвиваються та перехрещуються. При цьому утворюються перехрести і може відбуватися обмін ділянками між хромосомами. Це явище має вели-

ке біологічне значення, оскільки забезпечує рекомбінацію генетичної інформації у майбутніх гамет.

Внаслідок кон'югації у клітині утворюються тетради – комплекси з чотирьох хроматид. Число тетрад дорівнює гаплоїдному набору хромосом (у клітинах статевих залоз людини в цей період гаметогенезу 23 тетради). Потім настає метафаза першого поділу мейозу, коли тетради розміщуються у площині екватора. В анафазу кожна тетрада ділиться навпіл і до полюсів відходять цілі хромосоми, які мають по дві хроматиди. В телофазу під час поділу цитоплазми на дві дочірні клітини в кожному з них потрапляє по одній із кожної пари гомологічних хромосом. Отже, внаслідок першого поділу утворюються дві клітини, в яких число хромосом зменшене удвічі, але кожна з них містить подвійну кількість ДНК (тобто хромосоми двохроматидні). Інтерфаза після першого поділу дуже коротка (у деяких організмів у цей час навіть не формуються ядерні оболонки), синтез ДНК в цю інтерфазу не відбувається, і майже відразу настає другий мейотичний поділ. У результаті в кінці мейозу утворюються чотири клітини з половинним (гаплоїдним) набором хромосом.

У більшості організмів ці клітини згодом перетворюються на гамети (статеві клітини). Внаслідок злиття чоловічої і жіночої статевих клітин з гаплоїдним набором утворюється зигота, в якій відновлюється диплоїдний набір хромосом.

Отже, мейоз насамперед забезпечує підтримання сталості числа хромосом в усіх поколіннях організмів, які розмножуються статевим шляхом. Якби не було мейозу, то гамети містили б диплоїдний набір хромосом, а в зиготі кожного наступного покоління число хромосом збільшувалося б удвічі. Друга важлива функція мейозу полягає в тому, що під час його послідовних поділів відбувається перекомбінування генетичного матеріалу між утворюваними гаметами. В результаті виникає велика різноманітність комбінацій спадкових ознак у наступному поколінні організмів.

Мейоз – це універсальний процес, він характерний як для рослин, так і для тварин. У всіх живих істот він відбувається за єдиною схемою.

У багатоклітинних тварин і людини, а також деяких водоростей і найпростіших основна, найтриваліша стадія життєвого циклу характеризується диплоїдним набором хромосом. Гаплоїдними у цих організмів є лише гамети і мейоз відбувається у процесі їх утворення (тобто у процесі гаметогенезу).

3.4 Гаметогенез

Розвиток яйцеклітин і сперматозоонів. Дозрівання і розвиток статевих клітин називають гаметогенезом. У клітинах організмів тварин і людини він відбувається у статевих залозах: яйцеклітини розвиваються в яєчниках, а сперматозоїди — в сім'яниках (яєчках).

Процеси розвитку чоловічих статевих клітин (сперматогенез) і жіночих статевих клітин (оогенез) мають низку спільних ознак. І в яєчнику, і в сім'яниках розрізняють три різні ділянки: зону розмноження, зону росту і зону дозрівання статевих клітин. У першій зоні (розмноження) сперматогонії та оогонії (клітини — попередники) розмножуються мітотичним шляхом і кількість їх збільшується.

У чоловіків мітотичний поділ сперматогоніїв розпочинається в період статевого дозрівання і триває упродовж десятків років. У жінок поділ оогоніїв відбувається лише в ембріональний період їхнього життя і закінчується ще до їхнього народження. У тварин поділ цих клітин залежить від строків і періодів розмноження.

У другій зоні (зона росту) сперматогонії та оогонії перестають розмножуватись, починають рости і збільшуватись у розмірах, перетворюючись на первинні сперматоцити та ооцити. Особливо збільшуються розміри ооцитів. Це пов'язано з тим, що в них нагромаджуються поживні речовини, необхідні для розвитку зародка. Найважливіші зміни з майбутніми статевими клітинами відбуваються в зоні дозрівання. Саме тут виявляються й істотні відмінності між спермато- та оогенезом. Ооцити першого порядку в результаті першого мейозу перетворюються на дві неоднакові за розмірами клітини: ооцит другого порядку — велику клітину і так званій первинний полоцит (перше полярне, або напрямне, редукційне тільце) — малу. Таким чином зберігається максимальна маса цитоплазми, що потрібно для розвитку майбутнього організму; полярні тільця лише виносять з яйцеклітини надлишок хромосом. Під час другого мейозу вторинний ооцит утворює велику незрілу яйцеклітину і маленький вторинний полоцит (друге полярне тільце). Первинний полоцит також може поділитися ще на два полоцити. Отже, в результаті двох мейотичних поділів (мейозу) з одного первинного ооцита утворюються чотири клітини з гаплоїдним набором хромосом — незріла статеві клітина (яка перетворюється на зрілу яйцеклітину) і три полоцити, які розсмоктуються і зникають.

Під час сперматогенезу первинний сперматоцит у зоні дозрівання також ділиться двічі шляхом мейозу. Однак при цьому утво-

рюються чотири однакові гаплоїдні сперматиди, які внаслідок складних перетворень (зміна форми, розвиток хвоста) дають зрілі сперматозоони.

Запліднення – це процес злиття ядер сперматозоона та яйцеклітини і відновлення диплоїдного набору хромосом. Запліднену яйцеклітину називають зиготою. Зигота утворюється лише в разі проникнення сперматозоона в яйцеклітину.

3.5 Будова та функції чоловічої та жіночої статевих систем

Чоловічі та жіночі статеві органи розподіляють на внутрішні і зовнішні.

Чоловічі статеві органи

До **внутрішніх статевих органів** відносяться яєчка з придатками, сім'явиносні протоки, передміхурова залоза, сім'яні міхурці та сім'яні канатики.

Яєчко (testis) – парний залоговий орган, в покручених сім'яних каналцях якого виробляються статеві клітини – сперматозоїди. До заднього краю яєчка прилягають сім'яний канатик і *придаток яєчка (epididymis)*, який своєю головкою зафіксований до верхнього кінця яєчка, а нижнім кінцем (хвостом) – до його нижнього кінця.

Яєчка досягають повного розвитку з настанням статевої зрілості (16–18 років). Сперматогенна функція їх зберігається до глибокої старості. Одночасно із сперматогенною розвивається і їх внутрішньосекреторна функція, яка в основному полягає у виробленні чоловічого статевого гормону – тестостерону.

Сім'явиносна протока (ductus deferens) – парна, являє собою продовження протоки придатка яєчка завдовжки близько 4 см, завширшки 0,2–0,5 мм. Входить до складу сім'яного канатика, який через пахвинний канал проникає в порожнину малого таза і з'єднується з *сім'явипорскувальною протокою (ductus ejaculatorius)*. Остання проходить крізь товщу передміхурової залози і відкривається у просвіт передміхурової частини уретри. Довжина її близько 2 см.

Передміхурова залоза (prostata) розміщена між сечовим міхуром і сечостатевою діафрагмою. Вона щільно охоплює передміхурову частину уретри, за формою нагадує каштан. В залозі розрізняють основу та верхівку.

У передміхуровій залозі утворюється секрет, який входить до складу сперми і стимулює рухову активність сперматозоїдів, що перебувають у нерухомому стані. Крім того, своєю лужною реакцією

секрет передміхурової залози нейтралізує шкідливий для сперматозоїдів вплив кислого середовища піхви.

Сім'яні міхурці (vesiculae seminales) розміщені латерально від сім'явиносних протоків, між дном сечового міхура та прямою кишкою. Нижній кінець міхурців переходить у вивідну протоку, яка з'єднується з сім'явиносною протокою та утворює сім'явипорскувальну протоку.

Сім'яні міхурці виділяють драглистий секрет, який входить до складу сперми і розріджує її. Під час еякуляції сім'яні міхурці викидають в уретру сперматозоїди, куди в той самий час надходить секрет передміхурової та цибулино-сечівникової залоз і утворюється з цих елементів желатиноподібна маса лужної реакції – сперма.

До **зовнішніх статевих органів** належать статевий член, сечівник і мошонка.

Статевий член (penis) складається з трьох тіл: парного печеристого та непарного губчастого. У статевому члені розрізняють корінь, головку і тіло. Головка статевого члена (передня його частина) має форму конуса. На головці члена є вертикальна щілина – зовнішнє вічко сечівника, від нижнього краю якого відходить складка, що продовжується на шкіру статевого члена – вуздечка передньої шкірочки статевого члена. Шкіра статевого члена біля основи головки утворює вільну складку – передню шкірочку.

Мошонка (scrotum) – шкірно-м'язовий мішковидний утвір, в якому містяться яєчка з придатками, дистальні (початкові) відділи сім'яних канатиків та їх оболонки. Вона міститься між статевим членом і промежиною. Стінка мошонки утворена тканинами – гомологами шарів передньої стінки живота: шкірою, м'ясистою оболонкою (шаром непосмугованих міоцитів), зовнішньою і внутрішньою сім'яною фасціями та піхвовою оболонкою яєчка.

Жіночі статеві органи

До **внутрішніх статевих органів** належать яєчники, маткові труби, матка та піхва.

Яєчник (ovarium) – парний залозистий орган, в якому ростуть і дозрівають жіночі статеві клітини (яйцеклітини), а також виробляються жіночі статеві гормони. Яєчник розташований в малому тазі збоку від матки і одним кінцем (матковим – нижнім) за допомогою власної зв'язки прикріплюється до її латерального кута. Протилежний кінець яєчника обернений до маткової труби і називається трубним (верхнім).

Яєчник має везикулярні яєчники в фолікули, в кожному з яких міститься жіноча статеві клітина, що розвивається, — овоцит. Коли дозрілий фолікул лопається (овуляція) і з нього виділяється овоцит, стінки фолікула спадаються, порожнина його наповнюється кров'ю і клітинами жовтого кольору, утворюється жовте тіло. Розрізняють менструальне жовте тіло, яке через деякий час (21–30 днів) рубцюється сполучною тканиною і перетворюється на біле тіло, та жовте тіло вагітних, яке виконує під час вагітності роль ендокринної залози. Після родів жовте тіло також перетворюється на біле. Овоцит перетворюється на зрілу яйцеклітину вже в матковій трубі.

Маткова труба (tuba uterina) — парний орган завдовжки близько 15 см. Одним кінцем труба відкривається в порожнину матки, другим обернена в бік яєчника. Цей відділ труби називається лійкою і являє собою лійкоподібне розширення труби, краї якого забезпечені численними відростками — торочками, які оточують яєчник. На верхівці лійки є круглий отвір, через який звільнена з яєчника яйцеклітина потрапляє в ампулу труби.

Слизова оболонка труби вистелена війчастим епітелієм, війки якого сприяють рухові яйцеклітини в бік матки.

Матка (uterus) — непарний порожнистий м'язовий орган, який призначений для розвитку заплідненого яйця і виношування плоду в період вагітності. В ній розрізняють дно (верхня, розширена частина матки), тіло (середня її частина) та шийку (нижня, звужена частина). Розміщена матка в порожнині малого таза, між сечовим міхуром спереду та прямою кишкою ззаду; утримується зв'язками та піхвою.

Між прямою кишкою і маткою очеревина утворює заглибину, яка називається прямокишково - кишковою, або дугласовою. Спереду між маткою та сечовим міхуром утворюється міхурово - маткова заглибина.

На фронтальному розрізі порожнина матки має вигляд трикутника, знизу вона переходить у канал шийки матки, який відкривається в порожнину піхви отвором матки. Місце, де матка переходить у шийку, називається перешийком.

Стінка матки має три шари: зовнішній — серозна оболонка — периметрій (*perimetrium*), середній — м'язова оболонка (*myometrium*), внутрішній — слизова оболонка — ендометрій (*endometrium*).

Піхва (vagina) — це м'язово-фіброзна трубка завдовжки 8–10 см, яка верхнім своїм кінцем зростається з шийкою матки, а нижнім отвором відкривається в присінку піхви, що утворений малими

статевими губами. Слизова оболонка піхви товста і покрита численними щільними поперечними складками, які утворюють два поздовжні валики. У дівчат отвір піхви закритий складкою слизової оболонки – дівочою п л і в а (*hymen*) з невеликим отвором посередині. У жінок, що народжували, від дівочої піхви залишаються лише невеликі кругові підвищення.

До зовнішніх статевих органів належать великі та малі статеві губи, присінкові залози, зовнішній отвір сечівника, присінок піхви, клітор.

Великі та малі статеві губи (labia majora et minora pudendi) – це складки шкіри, товщу яких утворює жирова клітковина.

Великі статеві губи обмежують з боків щілиновидний простір – *статеву щілину (rima pudendi)*. У глибині великих статевих губ розміщені малі статеві губи, які обмежують щілиноподібний простір, що носить назву *присінки піхви*. У порожнину присінка відкриваються сечівник, піхва та вивідні протоки *присінкових залоз*: великої (бартолінової) залози присінка та малих присінкових залоз, які є сальними залозами.

До зовнішніх жіночих статевих органів відносяться утворення, які відповідають печеристим тілам чоловіків: *цибулина присінка та клітор*.

Клітор (clitoris) розташований у верхньому кутку статевої щілини, має головку, тіло та ніжки. Тіло клітора утворене двома печеристими тілами, здатними напружуватися. Спереду воно закінчується головкою, ззаду поділяється на дві ніжки, які зафіксовані до нижніх гілок лобкових кісток.

Жіночий статевий цикл

У жінок з появою статевої зрілості періодично повторюється овуляція. Статевий цикл триває 21–28 днів. У ньому розрізняють чотири періоди: передовуляційний; овуляційний; післяовуляційний та період спокою.

У *передовуляційний період* йде підготовка статевих органів до вагітності: збільшується у розмірах і стає повнокровоною матка, слизова оболонка матки та піхви розростається. Причиною цих змін є підвищене виділення гонадотропних і фолікулостимулюючого гормонів гіпофіза. Фолітропін прискорює визрівання найбільш зрілого з везикулярних яєчникових фолікулів, яке закінчується розривом поверхні цього фолікула та виходом з нього яйцеклітини, тобто настає овуляція.

В *овуляційний період* яйцеклітина, яка вийшла з фолікула, що лопнув, прямує до маткової труби за допомогою рухів в'їчастого епітелію. На місці фолікула, що лопнув, утворюється жовте тіло, клітини якого виробляють гормон прогестерон. Яєчники виробляють естроген, завдяки якому посилено скорочується м'язова тканина маткових труб і яйцеклітина швидко рухається по трубі. Жовте тіло, що почало розвиватись, виділяє все більшу кількість прогестерону, який протидіє стимулюючому впливу естрогену, і перистальтичні скорочення труб стають рідшими та слабшими. Якщо запліднення яйцеклітини не відбулося, настає *післяовуляційний період*, в якому у жінок з'являється менструація. Під впливом прогестерону зменшується вироблення гормонів гіпофіза й естрогену, тобто випадає фактор, який викликає та підтримує передовуляційні зміни в трубах, матці та піхві. Настає атрофія жовтого тіла, за якою припиняється продукція прогестерону. В цей період наростають тонічні скорочення матки, які ведуть до відторгнення її слизової оболонки. Шматки її виходять разом з кров'ю – настає менструальна кровотеча, яка триває 3–7 днів. Після менструації виникає швидка регенерація слизової оболонки матки, настає період *міжовуляційного спокою*.

У жінок після 45–50 років статеві цикли стають нерегулярними безовуляційними, а потім припиняються. Разом з ними припиняються і менструації.

Контрольні запитання та завдання

1. Дайте визначення поняття «розмноження». Які відомі способи розмноження?
2. Що таке мітоз? Які основні перетворення відбуваються у його фазах?
3. Мейоз та його фази.
4. Що спільного і які відмінності між мітозом і мейозом ви можете вказати?
5. Розкрийте будову та процеси формування статевих клітин.
6. Опишіть будову та функції чоловічої статевої системи.
7. Вкажіть будову та функції жіночої статевої системи.

РОЗДІЛ 4

ІНДИВІДУАЛЬНИЙ РОЗВИТОК (ПРЕНАТАЛЬНИЙ ОНТОГЕНЕЗ)

4.1 Етапи індивідуального розвитку організмів

Індивідуальний розвиток особини, уся сукупність її перетворень від запліднення до кінця життя, називається *онтогенезом*. Цей процес притаманний будь-якій живій істоті, незалежно від складності її організації. Найскладнішим є онтогенез багатоклітинних тварин, які розмножуються статеві. Загалом в організмі зі статевим розмноженням виділяють два основні періоди (етапи) онтогенезу. Перший – *ембріональний (зародковий)* – відбувається або всередині материнського організму, або у яйці, або в насініні і триває від запліднення (утворення зиготи) до народження, вилуплення із яйця або проростання. Другий етап – *постембріональний (післязародковий)* – триває до досягнення організмом статевої зрілості. У деяких організмів (комах-одноденок, однорічних трав) після розмноження настає смерть, але у молюсків, павукоподібних, деяких комах, більшості хребетних тварин, у багаторічних рослин певний час (протягом періоду статевої зрілості) зберігається здатність до розмноження. Після її втрати настає *період старіння*, який триває від кількох діб (у комах) до десятків років (у деяких ссавців, дерев) і закінчується смертю.

Запліднення – це процес злиття ядер сперматозоона та яйцеклітини і відновлення диплоїдного набору хромосом. Запліднену яйцеклітину називають *зиготою*. Зигота утворюється лише в разі проникнення сперматозоона в яйцеклітину.

Цей процес у різних організмів здійснюється по-різному. У ссавців проникнення сперматозоона в яйцеклітину супроводжується розчиненням її оболонки за допомогою різних ферментів, які виділяє сперматозоон. У багатьох комах яйцеклітини мають щільну оболонку і сперматозоон проникає крізь невеликі отвори в ній. У деяких водяних організмів на поверхні яйцеклітини в місці контакту зі сперматозооном утворюється невеликий сприймальний горбик, який згодом втягується всередину разом зі сперматозооном. Зазвичай у цитоплазмі яйцеклітини проникає лише головка сперматозоона з мітохондрією і центріолею, а хвіст залишається зовні. Оболонка головки розчиняється, ядро набухає до розмірів ядра яйцеклітини. Далі ядра зближуються і зливаються. Іноді в яйцеклітину одночасно проникає

кілька сперматозоонів, проте ядро яйцеклітини зливається з ядром одного з них, а інші розсмоктуються. У зиготі всі хромосоми стають парними: в кожній парі гомологічних хромосом одна хромосома належить яйцеклітині, друга – сперматозоону. Це явище має велике значення для еволюції. Організм, що розвивається із зиготи, характеризується більшим діапазоном комбінованої мінливості, а звідси ширші можливості пристосування популяції до мінливих умов зовнішнього середовища за рахунок природного добору.

Розвиток зародка. Після утворення зиготи розпочинається індивідуальний розвиток організму, в якому розрізняють *ембріональний* (зародковий) і *постембріональний* (післязародковий) періоди.

У деяких організмів (бджоли, попелиці) ембріональний розвиток може відбуватися без запліднення, тобто без зиготи. Це явище дістало назву *партеногенезу*. У цьому разі утворюються організми з гаплоїдними (наприклад, самці бджіл) або диплоїдними наборами хромосом у результаті злиття ядер після першого поділу або подвоєння хромосом без наступного поділу клітини. Із незапліднених яйцеклітин нові організми можуть розвиватися у природних умовах або під впливом різних штучно створених умов (штучний партеногенез). За допомогою такого партеногенезу в певних умовах можна отримати навіть таких хребетних тварин, як жаби, тритони, індики.

У вищих тварин у період розвитку зародка формуються всі тканини і більшість органів, властивих дорослому організму.

Перший етап онтогенезу – ембріональний розвиток – у свою чергу, можна поділити на кілька періодів: дроблення, гастрюляція, формування тканин і органів зародка.

Дроблення. Після запліднення яйцеклітина ділиться на дві клітини, або два *бластомери*, однакової величини. Перший поділ яйцеклітини відбувається у площині меридіана. Потім кожний із бластомерів одночасно знову ділиться також у площині меридіана, й утворюються чотири клітини однакової величини, кожна з яких несе в собі повний набір інформації про новий організм. Ці бластомери, якщо їх відділити один від одного, дадуть чотири окремих організми. Таке явище іноді спостерігається в нормі з утворенням двох або чотирьох однойцевих близнят. Наступний поділ відбувається вже у площині екватора – утворюється вісім клітин. Після цього меридіональні й екваторіальні поділи чергуються, утворюється 16, 32, 64 бластомери, які щільно прилягають один до одного.

Число клітин збільшується внаслідок мітозу, але, на відміну від звичайних соматичних клітин, інтерфаза дуже коротка і бластомери

не ростуть, а з кожним наступним поділом зменшуються, тому цей процес і називають *дробленням*. У цей час зародок за розмірами майже такий самий, як і зигота.

Дроблення може бути *повним* (у яйці мало жовтка — ланцетник) і *неповним* (у яйці багато жовтка — птахи, риби). У разі неповного дроблення ділиться лише диск цитоплазми з ядром, а сам жовток не дробиться.

Стадії бластули і гастрული. Як правило, коли кількість бластомерів досягає 64, всередині зародка утворюється невелика порожнина (*бластоцель*), заповнена рідиною. У процесі подальшого зростання числа клітин порожнина збільшується, а всі клітини розміщуються на поверхні зародка в один шар. Це і є *бластула*. Далі поділ клітин уповільнюється, інтерфаза подовжується, і зменшення розмірів клітин зародка (здрібнення) припиняється. Тому наступні мітотичні поділи не називають дробленням, а клітини зародка називають не бластомерами, а ембріональними клітинами.

Уже на цій стадії у багатьох видів тварин клітини зародка відрізняються за розмірами, в результаті можна виділити анімальний (клітини дрібненькі) і вегетативний (клітини більші) полюси бластули.

Другий етап ембріонального розвитку — *гаструляція* — полягає в утворенні двох шарів клітин зародка. У ланцетника другий шар утворюється шляхом вгинання стінки вегетативного полюса бластули всередину. Спочатку з'являється невеликий вгин, далі він поглиблюється й утворюється другий шар клітин (внутрішній), який прилягає до зовнішнього. Так з'являється двошаровий зародок — *гаструла*. Найважливішим у цьому разі є диференціювання клітин зовнішнього і внутрішнього шарів. Вони відрізняються за розмірами і будовою (як правило, клітини зовнішнього шару дрібніші, ніж клітини внутрішнього). На цьому етапі зародок складається з двох типів клітин, які утворюють два зародкових листки: зовнішній — ектодерма і внутрішній — ентодерма.

Якщо між екто- і ентодермою зберігається порожнина (залишок бластоцелю), то її називають первинною порожниною. Така порожнина характерна для тіла аскариди. Відповідно такі організми ще називають *первиннопорожнинними*.

Утворена внаслідок вгинання й обмежена ентодермою порожнина — це первинна кишка, яка відкривається назовні *первинним ротом*, або *бластопором*. У тварин, яйцеклітина яких містить багато жовтка (птахи, риби, амфібії), гаструла утворюється не вгинанням, а

іншим шляхом (наприклад, обростанням). У гідри гастрולה утворюється шляхом міграції клітин бластодерми.

4.2 Формування органів та взаємодія частин зародка

Наступний етап – *формування тканин і органів* – пов'язаний з подальшим диференціюванням клітин. Насамперед із ендодерми утворюється третій зародковий листок – *мезодерма*, який вростає між екто- й ентодермою, розділяючи їх. Разом з тим у зародків хребетних тварин розпочинається формування нервової трубки і хорди. Нервова трубка утворюється на майбутньому спинному боці зародка шляхом впинання ектодерми у вигляді жолобка. Останній поглиблюється, верхні краї його змикаються й утворюється нервова трубка – зачаток центральної нервової системи. Водночас під нервовою трубкою з ентодерми утворюється тяж клітин, який згодом формує хорду. Подальше диференціювання приводить до формування з ентодерми епітелію кишок, травних залоз, а також легень. Із мезодерми утворюються кровоносна, видільна системи, скелет, м'язи. Із ектодерми, крім нервової трубки, утворюються органи чуття, покривний епітелій і похідні.

У процесі ембріонального розвитку одні тканини або органи зародка впливають на розвиток інших, розміщених поряд. Це відбувається шляхом складних біохімічних впливів одних частин зародка на інші. Така спрямовувальна дія тканин, що розвиваються, на хід подальшого розвитку називається *індукцією*. Якщо перенести зачаток ока, взятого в одного зародка, під ектодерму іншого зародка, з останньої розвинеться кришталик додаткового ока. В цьому разі перенесений зачаток індукував диференціювання клітин ектодерми в зачаток кришталика. Індукцію можна спостерігати під час пересаджування спинного краю бластопора одного зародка на стадії гастрული іншому на тій самій стадії. Ця ділянка бластопора стає індуктором утворення осьових органів зародка – хорди і нервової трубки. В результаті у зародку утворюються два комплекси осьових органів – один під впливом власного краю бластопора, другий під впливом перенесеного. Іноколи вдається отримати два зрощених разом зародки.

Ембріональний період (розвиток) завершується виходом зародка з яйцевих оболонок або народженням у організмів, в яких яйцевих оболонок немає (ссавці). Далі розпочинається **постембріональний розвиток**, який характеризується переходом організмів до самостійного живлення та активного руху. Завершується постембріональний розвиток статеву зрілістю і припиненням росту.

Розрізняють прямий і непрямий постембріональний розвиток. Останній ще називають розвитком із перетворенням (*метаморфозом*). У процесі *прямого постембріонального розвитку* органи зародка в постембріональний період продовжують розвиватися і безпосередньо перетворюються на органи дорослої тварини. У цьому разі вже на початку постембріонального періоду організм має багато спільного з дорослою особиною і відрізняється лише меншими розмірами. Цей тип розвитку характерний для зародків деяких безхребетних (павуків, деяких кільчастих червів, комах) і багатьох хребетних (гризунів, птахів, ссавців).

У постембріональний період відбувається гістогенез та органогенез, ускладнюються різні функції організму.

Після завершення диференціації клітин починається фетальний період.

На початку фетального періоду відносний приріст маси більш швидкий, ніж наприкінці, проте абсолютний приріст вищий в кінці вагітності. Поряд зі збільшенням маси плоду зростає маса матки, плодових оболонок і плодових вод. У міру формування систем і органів плоду відбувається становлення їх функцій.

Провізорні органи плода

Незабаром після появи зародкових шарів починається формування провізорних органів: жовткового мішка, амніону, аллантоїса, хоріона. Жовтковий мішок утворюється з клітин ембріобласта. У ньому зосереджуються поживні речовини (у вигляді ембріотрофа) для розвитку зародка. З переходом на плацентарне живлення жовтковий мішок починає регресувати. Амніон (внутрішня оболонка) формується зі складок трофобласта з подальшим відшнуровуванням зрощених між собою внутрішніх листків. У міру розвитку амніон починає оточувати зародок з усіх боків. Порожнина амніону заповнюється рідиною; її секретує епітелій амніотичної оболонки. Аллантоїс (сечова оболонка) утворюється з первинного сечового міхура зародка і містить продукт діяльності нирок – первинну сечу. Починаючись біля нирок, він у вигляді сечового протоку включається до складу пуповини, при виході за межі амніотичної оболонки розширюється. Внутрішній листок аллантоїса тісно зростається з амніоном, утворюючи алланто-амніон. Зовнішній листок аллантоїса зростається з хоріоном, утворюючи алланто-хоріон. Хоріон (судинна оболонка) формується із трофобласта, на якому на початку вагітності формується велика кількість безсудинних ворсин (прохоріон). Після васкуляризації прохоріон перетворюється на хоріон. Ворсини хоріона міц-

но з'єднуються зі стінкою матки і забезпечують обмін речовин між матір'ю і плодом.

Плодовий (фетальний) період. Цей період розвитку триває від 12 до 40 тижнів вагітності. У плодовий період практично всі органи і системи плоду знаходяться у фізіологічному стані функціональної незрілості, що і визначає своєрідність відповідних реакцій плоду на зовнішні впливи. Відповідно до теорії системогенеза, запропонованої відомим фізіологом П. К. Анохіним, розвиток окремих систем у плода відбувається нерівномірно, при цьому вибірково і прискорено розвиваються ті функціональні системи, які в першу чергу необхідні для адаптації його організму до умов позаутробного життя. Ця закономірність стає чітко помітною при розгляді особливостей внутрішньоутробного розвитку нервової, серцево-судинної, кровотворної, ендокринної та інших систем.

Нервова система. Ця система закладається дуже рано. Утворення нервової трубки і мозкових міхурів відзначається вже протягом перших тижнів онтогенетичного розвитку, що можна ідентифікувати на ехограмі з 8–9-го тижнів вагітності, на 2-му місяці внутрішньоутробного життя формуються елементи рефлекторної дуги. З цього часу з'являються перші рухові рефлекси, які добре помітні при ультразвуковому дослідженні з 7–8 тижнів вагітності. Надалі рухова активність плода приймає закономірний характер, в середньому складаючи близько трьох рухів за 10 хв. До 20–22 тижнів закінчується період локальних проявів рефлекторних реакцій (при подразненні певних ділянок тіла) і з'являються рефлекси більш складного характеру. Наприклад, на 21-му тижні внутрішньоутробного розвитку у плода виникають перші спонтанні смоктальні рухи. Приблизно в цей же період вдається фіксувати появу перших електричних потенціалів мозку. На 24-му тижні рухова активність плода зовні вже нагадує рухи новонародженої дитини. До рефлекторних реакцій слід також віднести дихальні рухи плоду. Деякі автори вважають, що в результаті дихальних рухів, які чітко помітні при ультразвуковому дослідженні, поліпшується кровообіг плоду, оскільки періодично виникає зниження внутрішньочеревного тиску, що сприяє притоку крові в порожнисті вени і посилення роботи серця. Дихальні рухи плоду не мають постійного характеру, вони зазвичай поєднуються з періодами апное. Не можна повністю виключити і такого припущення, що дихальні рухи плоду є підготовкою дихального апарату до здійснення дихання – основної функції після народження дитини. До кінця внутрішньоутробного періоду в основному закінчується формування найважливіших відділів центральної

та периферичної нервової системи плода. Однак кортикальні функції розвиваються у дитини після її народження.

Ендокринна система. Становлення і розвиток ендокринної системи плода необхідно розглядати в тісній взаємодії з ендокринною системою материнського організму і плаценти. Лише в окремих випадках ендокринна система плоду функціонує ізольовано від відповідних систем матері та плаценти. Типовим прикладом у цьому відношенні є продукція плодом соматотропного гормону гіпофіза.

Продукція соматотропного гормону гіпофіза плоду автономна, оскільки плацента є бар'єром для материнського гормону. Початкову продукцію цього гормону в ембріона можна відзначити, починаючи з 7–8-го тижня внутрішньоутробного життя. Зростання концентрації цього гормону в крові плоду спостерігається до 20–24 тижнів вагітності, що корелює з показниками росту плода. Однак на більш пізніх стадіях вагітності ця тенденція не зберігається, внаслідок чого вважають, що зростання плода не повністю контролюється продукцією даного гормону. Продукція гіпофізом гонадотропних гормонів відбувається в такій послідовності: фолікулостимулюючий гормон (ФСГ) синтезується гіпофізом з 13-го тижня онтогенезу, лютеїнізуючий (ЛГ) – з 18-го, пролактин (ПЛ) – з 19-го. Окситоцин і вазопресин починають синтезуватися задньою долею гіпофіза з 23-го тижня внутрішньоутробного життя. Найвищі концентрації окситоцину у плода виявляють наприкінці внутрішньоутробного розвитку і в пологах. Статеві гормони жіночих (естрогени) і чоловічих (тестостерон) гонад утворюються в незначній кількості. Цим гормонам належить важлива роль у процесах диференціювання зовнішніх і внутрішніх статевих органів. На 9-му тижні розвитку у плода можна відзначити перші ознаки продукції АКТГ. АКТГ стимулює функцію коркової речовини надниркових залоз з утворенням кортизолу та дегідроепіандростерона. Кортизол плода відіграє важливу роль у синтезі сурфактантної системи, яка сприяє дозріванню легеневої тканини. За недостатньої продукції кортизолу спостерігається недостатнє дозрівання легеневої тканини плода. Дегідроепіандростерон із надниркових залоз плода надходить у плаценту, де з нього синтезується гормон естріол. Він є основним естрогеном плаценти (90% естрогенів в крові матері представлені естріолом). Отже, вміст естріолу у крові матері відображає стан не тільки плоду, але і плаценти (фетоплацентарної системи), що має дуже важливе діагностичне значення. Продукція тиреотропного гормону (ТТГ) гіпофіза починається приблизно на 12-му тижні внутрішньоутробного жит-

тя, що супроводжується початком утворення тиреоїдних гормонів. Тиреоїдні гормони плоду відіграють дуже важливу роль у процесах фетального росту і розвитку, особливо в осифікації кісток скелета і зубів, а також у формуванні нервової системи.

Розвиток підшлункової залози у ембріона людини починається на 3–4-му тижні онтогенезу. До 17-го тижня відзначається висока концентрація фетального інсуліну. У плоду інсулін відіграє роль гормону росту, в той час як в материнському організмі інсулін забезпечує належний рівень глюкози як у матері, так і у плода. Інсулін, що утворюється в організмі матері, не переходить через плаценту до плода; інсулін плодового походження не переходить в материнський кровотік, що, очевидно, обумовлено високою молекулярною масою даного гормону. Тому припущення про те, що цукровий діабет у вагітних протікає легше, ніж у невагітних, в результаті компенсації за рахунок плоду, в наш час вважається необґрунтованим.

Кровотворення. Перші осередки кровотворення виникають у стінках жовткового мішка, де утворюються мегалобласти і мегалоцити. Починаючи з 5–6-го тижня внутрішньоутробного розвитку жовткове кровотворення змінюється кровотворенням в печінці. Печіночне кровотворення існує аж до IV місяця внутрішньоутробного розвитку, коли воно починає згасати і функція кровотворення цілком переходить до кістковому мозку. Приблизно в цей же час процеси кровотворення починаються в селезінці. Еритроцити в периферичній крові плоду з'являються на 7–8-му тижні онтогенезу, лімфоцити – на 16-му. Клітини червоної та білої крові містять велику кількість незрілих формених елементів. Поступово незрілі клітини поступають місцем більш зрілим. У крові зрілого плоду еритроцитів більше, ніж у новонародженої дитини першого тижня життя (після народження плоду починається процес фізіологічного гемолізу частини еритроцитів).

Кровообіг. У період внутрішньоутробного розвитку кровообіг плоду проходить три послідовні стадії: жовточну, аллантаїдну і плацентарну.

Анатомічні особливості серцево-судинної системи плода наперед полягають в існуванні овального отвору між правим і лівим передсерддями і артеріальної протоки, що з'єднує легеневу артерію з аортою. Це дозволяє значній масі крові минути не функціонуючі легені. Крім того, є зв'язок між правим і лівим шлуночками серця. Кровообіг плоду починається в судинах плаценти, звідки

кров, що збагачена киснем і містить усі необхідні поживні речовини, надходить у вену пуповини.

Потім артеріальна кров через венозний протік потрапляє в печінку. Печінка плоду являє собою своєрідне депо крові. У депонуванні крові найбільшу роль відіграє її ліва частка. З печінки через той же венозний протік кров надходить у нижню порожнисту вену, а звідти – в праве передсердя. У праве передсердя надходить також кров із верхньої порожнистої вени. Між місцем впадання нижньої і верхньої порожнистих вен знаходиться заслінка нижньої порожнистої вени, яка розділяє обидва кровотоки. Ця заслінка спрямовує потік крові нижньої порожнистої вени із правого передсердя в ліве через функціонуючий овальний отвір. З лівого передсердя кров надходить у лівий шлуночок, а звідти – в аорту. З висхідній дуги аорти кров потрапляє в судини голови і верхньої частини тулуба. Венозна кров, що надходить у праве передсердя з верхньої порожнистої вени, відтікає у правий шлуночок, а з нього – в легеневі артерії. З легеневих артерій тільки невелика частина крові надходить у функціонуючі легені. Основна маса крові з легеневої артерії через артеріальний (боталлов) протік направляється в низхідну дугу аорти. Кров низхідної дуги аорти постачає нижню половину тулуба і нижні кінцівки. Після цього кров, бідна киснем, через гілки клубових артерій надходить у парні артерії пуповини і через них – у плаценту.

Серцева діяльність. Серце закладається рано (на 2-му тижні онтогенезу), а його формування в основному завершується на 7-му тижні внутрішньоутробного життя. Таким чином, на 7–8-му тижні життя у зародка вже є типово сформоване серце із двома передсердями і двома шлуночками. Приблизно в цей же час формуються магістральні судини, а дещо пізніше – і периферична судинна мережа. За допомогою сучасних ультразвукових приладів порівняно рано вдається встановити серцеву діяльність плода – з 4-5-го тижня вагітності.

На самих ранніх стадіях розвитку серцевий ритм у зародка уповільнений, оскільки в регуляції серцевої діяльності ще не бере участь периферична іннервація. Однак після формування симпатичної і парасимпатичної іннервації частота серцевих скорочень (ЧСС) збільшується. Використання ультразвукового сканування дозволило детально простежити динаміку ЧСС в різні періоди вагітності. Так, з 6-го до 9-го тижнів вагітності ЧСС швидко наростає від 125 до 177 у хвилину. У подальшому вона знижується і до 14-го тижня вагітності в середньому складає 158 на хвилину. Надалі ЧСС плода становить 120–160 за хвилину. За допомогою акушерського стетос-

копа серцеву діяльність плода вдається визначити з 18–20-го тижня вагітності.

Дихальна система. У період внутрішньоутробного життя зовнішнє (легеневе) дихання у плода відсутнє. Дихальна функція цілком здійснюється плацентою.

Закладка легенів, бронхів і трахеї відбувається на 4-му тижні ембріонального розвитку. Надалі спостерігається диференціювання цих систем і розвиток судинної мережі. З 26-го тижня внутрішньоутробного розвитку відзначається диференціювання альвеолярного епітелію. Клітини I типу являють собою покривний епітелій альвеол, клітини II типу містять гранули і продукують особливий ліпопротеїд сурфактант, який надалі при народженні сприяє розправленню легеневої тканини.

У внутрішньоутробному періоді плід здійснює нерегулярні дихальні рухи, які за допомогою ультразвукового дослідження можна спостерігати починаючи з 11-го тижня вагітності. У міру збільшення терміну вагітності частота дихальних рухів плода зростає, складаючи 30–70 на хвилину. Дихальні рухи грудної клітки є показником доброго функціонального стану плода. Внутрішньоутробні дихальні рухи плода мають велике фізіологічне значення. Ці рухи сприяють припливу крові до серця плода, попаданню амніотичної рідини у трахеобронхіальне дерево і легені плоду, що є одним з важливих механізмів обміну навколоплідних вод.

Обмін речовин. У ранні терміни вагітності найважливішими органами обміну речовин плоду є трофобласт і плацента. На пізніших етапах внутрішньоутробного розвитку в цих процесах все помітніше стає роль печінки.

Видільна система. Ультразвукова візуалізація нирок плода можлива вже в 10–12 тижнів вагітності, коли їх середній діаметр становить 0,4 см (у цей період довжина плода становить 5,35 см). До кінця I триместру вагітності нефрони мають деяку здатність екскреції сечі шляхом гломерулярної фільтрації, хоча самі нирки плода залишаються функціонально незрілими протягом усього періоду внутрішньоутробного життя.

Під час ультразвукового дослідження сечу плода майже завжди вдається виявити в сечовому міхурі. Середня швидкість продукції сечі у 30-тижневого плода становить 10 мл / год і досягає в кінці антенатального періоду 27 мл / ч. Призначення діуретиків матері підвищує діурез плода, у зв'язку з чим цю методику використовують для діагностики деяких форм патології сечовидільної системи плода.

Сеча плода виділяється в амніотичну рідину, звідки – в материнський кровотік. Із крові матері продукти метаболізму плода виділяються з її сечею.

Імунна система. Протягом усього внутрішньоутробного розвитку власний активний імунітет плода знаходиться на низькому рівні. Приблизно у термін 10–12 тижнів у плода з'являються перші ознаки синтезу імуноглобуліну М (IgM), продукція якого поступово зростає зі збільшенням терміну вагітності. Приблизно в ці ж терміни відзначаються початкові ознаки синтезу імуноглобулінів класів G і E.

Клітинна ланка імунітету плода відрізняється низькою активністю.

Перші лімфоцити з'являються у вилочковій залозі плода на 8–9-му тижні розвитку. В-лімфоцити виявляють у печінці плода на 9-му тижні розвитку, а в кістковому мозку та периферичній крові – на 10-му тижні. Фагоцитарна активність лейкоцитів протягом усього періоду внутрішньоутробного розвитку залишається низькою.

Імунологічні особливості організму плода визначають і його реакцію на інфекцію. Вона полягає в тому, що у відповідь на проникнення збудників інфекції у плода не виникає характерної відповіді запальних реакцій, а сама інфекція нерідко набуває не місцевого, а генералізованого характеру, при цьому в уражених тканинах переважають не типові запальні, а дистрофічні процеси.

Середня тривалість вагітності становить 280 днів (40 тижнів, або 10 акушерських місяців). За цей період відбувається складний процес перетворення заплідненої яйцеклітини у сформований зрілий плід, здатний перейти від внутрішньоутробного життя до позаутробного.

Протягом I місяця внутрішньоутробного розвитку відбуваються процеси дроблення заплідненої яйцеклітини, виникають морула, бластула і бластоциста. На стадії бластоцисти відбувається імплантація зародка в децидуальну оболонку матки, після чого починаються закладка і диференціювання найважливіших органів і систем ембріона, а також утворення зародкових оболонок.

За допомогою методу трансвагінальної ехографії плодове яйце завжди може бути візуалізовано з терміну вагітності 2–3 тижнів. У цей термін діаметр плодового яйця досягає 2–4 мм. Найраніша структура, яка ідентифікується у плодовому яйці – це жовтковий мішок. Він визначається в ультразвуковому зображенні у вигляді кільцевого утворення діаметром 4 мм. Приблизно з цього ж терміну

можливе визначення серцевих скорочень ембріона. На 7-му тижні внутрішньоутробного розвитку довжина ембріона досягає 5–9 мм, до кінця 7-го тижня можлива візуалізація нервової трубки.

До кінця 8-го тижня онтогенезу діаметр плодового яйця досягає 22 мм, об'єм целомічної (позазародкової) порожнини все ще перевищує розміри амніотичної, розміри жовткового мішка прогресивно збільшуються. Визначаються кінцівки і серцеві скорочення (112–136 ударів на хвилину). Чітка ідентифікація ембріона (голівка, тулуб, кінцівки та ін) можлива з терміну вагітності 8–9 тижнів.

Десятий тиждень вагітності є свого роду поворотним пунктом розвитку, з 11-го тижня ембріон називається плодом. З цього періоду стає можливою ультразвукова біометрія плода, тобто вимірювання біпаріетального розміру головки, її окружності, а також окружності живота. Можна чітко простежити кінцівки, відзначити їх активні рухи. Приблизно в цей же період під час ультразвукового дослідження стають помітними деякі мозкові структури, судинні сплетення шлуночків мозку, частково помітні лицьові кістки і очниці.

Наприкінці III місяця розвитку (12 тижнів) довжина плода становить 6–7 см, маса тіла 20–25 г.

Під час ультразвукового дослідження видно, що плодове яйце майже повністю заповнює порожнину матки, ледь-ледь помітний жовтковий мішок, який зникає в 13 тижнів, коли відбувається повна облітерація целомічної порожнини. Чітко визначаються кінцівки, пальці рук і ніг, в більшості кісток з'являються перші ядра окостеніння, можлива візуалізація чотирикамерного серця.

До кінця 16-го тижня довжина плоду досягає 12 см, а маса тіла – 100 г. Цей термін є важливим у зв'язку з тим, що до цього періоду майже всі органи можуть більш-менш чітко диференціюватися під час ультразвукового дослідження. Термін вагітності 16 тижнів є оптимальним часом ультразвукового скринінгу вагітних для виключення можливої патології плоду.

До кінця V місяця (20 тижнів) розвитку довжина плода становить вже 25–26 см, маса 280–300 г. Шкірні покриви мають виражений червоний колір і рясно вкриті пушковим волоссям і так званим сировидним мастилом, що є продуктом діяльності сальних залоз. У кишечнику починає утворюватися первородний кал (меконій).

На 20-му тижні вагітності жінка, яка вагітна вперше, починає відчувати рухи плоду (інші відчувають рухи плоду зазвичай на два тижні раніше). За допомогою акушерського стетоскопа в ці ж терміни вагітності вдається вперше вислухати слабкі серцебиття плоду.

Наприкінці VI місяця розвитку довжина плода становить близько 30 см, маса 600 – 680 г. Такий плід може народитися живим, здійснювати дихальні рухи і навіть вижити за умови утримання його у спеціальних умовах, за наявності штучної вентиляції легенів і використання відповідних засобів інтенсивної терапії та реанімації.

Наприкінці VII місяця (28 тижнів) довжина плода становить 35 см, маса тіла 1000–1200 г. У такого плода при народженні відзначаються виражені ознаки недоношеності: слабкий розвиток підшкірної жирової клітковини, зморшкувата шкіра, рясне сировидне мастило, виражений розвиток пушкового волосся, що покриває все тіло.

Хрящі носа і вух м'які, нігті не доходять до кінця пальців рук і ніг. У хлопчиків яєчка ще не опущені в мошонку, у дівчаток малі статеві губи не прикриті великими.

З 28-го тижня внутрішньоутробного розвитку, коли маса тіла плода становить 1000 г і більше, починається перинатальний період. Він охоплює всі наступні тижні вагітності, пологи і наступні 7 днів (168 ч) життя новонародженого.

Наприкінці VIII місяця внутрішньоутробного життя довжина плоду досягає 40–42 см, маса тіла 1500–1700 г. До кінця IX місяця ці показники відповідно становлять 45–48 см і 2400–2500 г. Наприкінці X місяці у плода зникають всі ознаки недоношеності і є всі показники, властиві зрілому плоду. Проте у ряді випадків доношений плід може мати ряд симптомів незрілості і навпаки. Таким чином, поняття "доношеність" і "зрілість" не є ідентичними.

Зрілість новонародженого характеризується наступними ознаками:

- маса тіла становить 2600-5000 г, довжина (зростання) 48–54 см;

- груди опуклі, пупкове кільце знаходиться на середині між лобком і мечовидним відростком;

- шкіра блідо-рожевого кольору, підшкірна основа достатньо розвинена, на шкірі є тільки залишки сировидного мастила, пушкове волосся майже відсутнє, довжина волосся на голівці досягає 2 см, нігті на ногах і руках доходять до кінчиків пальців;

- хрящі вушних раковин і носа пружні;

- у хлопчиків яєчка опущені в мошонку, у дівчаток малі статеві губи прикриті великими;

- новонароджений робить активні рухи, голосно кричить, очі відкриті, при прикладанні до грудей активно смокче.

При характеристиці плода як об'єкта пологів поряд із зазначеними вище ознаками, характерними для різних етапів внутрішньоутробного розвитку, необхідно також знання анатомії й розмірів головки доношеного плоду.

Контрольні запитання і завдання

1. Що таке онтогенез, його періоди?
2. Охарактеризуйте процеси, які відбуваються в кожному періоді ембріонального розвитку.
3. Які існують відмінності між прямим і непрямим постембріональним розвитком?
4. Перерахуйте та опишіть провізорні органи.
5. Як відбувається формування нервової та ендокринної системи у фетальному періоді?
6. Які анатомічні особливості серцево-судинної системи плода?
7. Морфо-функціональні зміни дихальної системи плода?
8. В чому полягають особливості імунної системи плода?
9. Зазначте ознаки зрілості новонародженого.
10. Охарактеризуйте морфологічні зміни, які відбуваються у фетальному періоді розвитку дитини.

РОЗДІЛ 5

ОРГАНІЗМ ЛЮДИНИ ЯК ЦІЛІСНА БІОЛОГІЧНА СИСТЕМА

5.1 Апарат руху та опори

Апарат руху й опори являє собою сукупність кісток, з'єднань між ними і скелетних м'язів.

Кістки за допомогою хрящів, суглобових капсул, фасцій об'єднуються в єдину функціональну систему, яка приводиться в рух м'язами, що одержують імпульси від центральної нервової системи.

Кістки

У дорослої людини нараховують більше 200 кісток, які становлять кістковий скелет. З них 29 кісток складають череп, 26 – хребтовий стовп, 25 – грудну клітку, 64 – скелет верхніх кінцівок, 62 – скелет нижніх кінцівок.

У кістковому скелеті людини розрізняють осьовий скелет (череп – мозковий і лицевий його відділи, хребтовий стовп, грудна клітка) і додатковий, представлений кістками верхньої та нижньої кінцівок.

Скелет виконує функції опори, руху і захисту внутрішніх органів. Опорна функція скелета полягає в тому, що він підтримує м'які тканини, що кріпляться до нього, утворює стінки порожнин, в яких знаходяться внутрішні органи, надає тілу відповідної форми і положення у просторі. Кістки скелета виконують функцію руху, зумовлену тим, що при скороченні прикріплених до них м'язів кістки відіграють роль важелів. Формуючи порожнини (черепну, грудну, тазову та ін.), кістки захищають внутрішні органи від пошкоджень та інших впливів навколишнього середовища.

Класифікація. В основу класифікації кісток покладено форму, структуру та функції. Залежно від форми розрізняють трубчасті, губчасті, плоскі, змішані та повітроносні кістки. Трубчасті і губчасті кістки поділяють на довгі та короткі. До довгих трубчастих кісток належать: плечова, кістки передпліччя, стегнова, кістки гомілки, до коротких – фаланги пальців та ін. Довгі губчасті кістки – ребра, грудина, ключиця; короткі – кістки зап'ястка, заплесна, хребці, сесамоподібні кістки.

До плоских кісток відносять покривні кістки черепа (луска лобової кістки, тім'яна, скроневі кістки) і кістки поясів кінцівок (тазові кістки). Повітроносні кістки (верхня щелепа, клиноподібна, гратчаста, лобова) мають повітроносні порожнини (пазухи), вистелені слизовою оболонкою. Змішані кістки складаються з частин, що мають різну будову та форму. Наприклад, тіло хребця за формою і будовою відноситься до губчастих кісток, дуга і відростки – до плоских.

Будова. Кістка ззовні покрита товстою або тонкою пластинкою компактною речовиною, під якою міститься пориста губчаста речовина; має нерви та лімфатичні судини.

В довгих трубчастих кістках, наприклад стегновій та плечовій, розрізняють середню частину – тіло кістки, діафіз і два кінці – епіфізи: проксимальний і дистальний. Місце переходу діафізу в епіфіз називається метафізом. На цій ділянці кістки в молодих осіб розташований хрящ, за рахунок якого кістка росте в довжину. В середині діафізу трубчастих кісток міститься кістково-мозкова порожнина, яка в дорослих заповнена жовтим кістковим мозком. Епіфізи довгих трубчастих кісток побудовані переважно з губчастої речовини, оповитої ззовні шаром компактної. Губчаста речовина має комірчасту будову, містить червоний кістковий мозок, який виконує кровотворну (ге-

мопоез) і захисну функції. Більша частина коротких кісток, наприклад хребці, побудовані як епіфізи довгих кісток. Плоскі кістки складаються з двох пластинок компактної речовини, між якими міститься тонкий шар губчастої речовини з червоним кістковим мозком.

Структурною одиницею кістки є остеон – система остеоцитів і кісткових пластинок, концентрично розташованих довкола центрального каналу (каналу остеона). Ця система називається гаверсовою системою. Кожний остеон складається з 5–20 кісткових пластинок, які розходяться в різних напрямках, а ззовні і з середини розташовані концентрично.

Компактна речовина побудована із пластичної кісткової тканини, яка пронизана системою тонких кісткових каналців. Одні каналці розміщені паралельно поверхні кістки, у трубчастих кістках – уздовж довгого їх розміру (центральний, або гаверсів, канал), інші – перпендикулярно до поверхні кістки (проривні). Ці каналці є продовженням більших живильних каналів, що відкриваються на поверхні кістки у вигляді отворів, через які в кістку входять артерія та нерв, а виходить вена.

Твердість і пружність кістки зумовлені вмістом органічних і мінеральних речовин. З віком вміст мінеральних речовин, переважно фосфату і карбонату кальцію, фосфору, збільшується, що зменшує пружність і еластичність таких кісток, зумовлює їх крихкість.

Зовні кістка покрита тонкою оболонкою – окістям (periosteum), яке збудоване з волокнистої сполучної тканини. Оболонка, що покриває кістку з боку кістково-мозкової порожнини, називається ендостом. В окісті містяться кровоносні та лімфатичні судини, нерви, які проникають у кістку і зв'язують її з навколишніми тканинами. Розрізняють зовнішній волокнистий шар окістя і внутрішній, ростковий, який прилягає до кісткової тканини. За рахунок внутрішнього шару окістя утворюються молоді кісткові клітини–остеобласти, які відкладаються на поверхні кістки і зумовлюють ріст її в товщину. Кістковоутворюючу роль окістя відіграє і при переломах. При цьому частина остеобластів перетворюється на кісткові клітини – остеоцити. Вирішальну роль при переломах відіграють м'які тканини з кровоносними судинами, що забезпечують живлення пері- та ендосту. Уламки зростаються швидше, якщо вони правильно співставлені і добре зафіксовані, тобто якщо забезпечена повноцінна іммобілізація (нерухомість). У дітей загоювання при переломах відбувається швидше, краще відновлюються функції пошкоджених кінцівок, що зумовлено орієнтованим на ріст організму

обміном речовин, у дорослих людей – повільніше внаслідок зміненого обміну речовин.

З'єднання. Розрізняють три види з'єднань кісток: неперервні, перервні та симфізи. Неперервне з'єднання – це з'єднання, в якому між з'єднуючими кістками є прошарок сполучної тканини, відсутня щілина або порожнина. Неперервне з'єднання, у свою чергу, поділяють на фіброзне, хрящове та кісткове. До фіброзних з'єднань належать синдесмоз, шов і забивання, до хрящових – синхондроз.

У неперервних фіброзних з'єднаннях (синдесмозах) кістки з'єднуються між собою сполучнотканинними утвореннями – зв'язками (зв'язки хребтового стовпа, кісток передпліччя й ін.), міжкістковими перетинками. З'єднання кісток за допомогою швів трапляються тільки в черепі, забиванням з'єднуються зуби із зубними альвеолами (зубоальвеолярне з'єднання).

Синхондроз – неперервне з'єднання кісток за допомогою хрящової тканини. Так з'єднуються тіла хребців, ребра із грудиною, мечоподібний відросток із тілом грудини. Якщо хрящовий прошарок між кістками зберігається до відповідного віку і замінюється кістковою тканиною, таке з'єднання називається кістковим – синостозом.

Симфіз – перехідне фіброзне або хрящове з'єднання кісток, у товщині якого міститься невелика щілиноподібна порожнина. Прикладами його можуть бути з'єднання лобкових кісток – лобковий симфіз, хребців міжхребцеві симфізи, симфіз ручки грудини. В цих з'єднаннях обмежена рухливість, можливі невеликі зміщення з'єднаних між собою кісток одна відносно одної.

До перервних – синовіальних – з'єднань відносять **суглоби** (*articulationes synoviales*) – найпоширеніший вид з'єднань кісток. Основними елементами суглоба є: суглобові поверхні з'єднуючих кісток, оповиті суглобовим хрящем (як правило, гіаліновим); суглобова капсула, що охоплює суглобові кінці кісток; суглобова порожнина, обмежена суглобовими поверхнями кісток і суглобовою капсулою. Тиск всередині суглоба від'ємний.

Суглобові поверхні кісток, що з'єднуються, в більшості випадків відповідають одна одній. Якщо одна поверхня випукла, то друга угнута.

Суглобова капсула складається із зовнішнього фіброзного шару (фіброзної мембрани) і внутрішнього – синовіальної мембрани, яка утворює синовіальні складки, а в деяких суглобах, наприклад колінному, – сумки (бурси). Синовіальні сумки розміщені між пове-

рхнею кістки і сухожилками м'язів, які рухаються довкола неї; у вигляді м'яких прокладок зменшують тертя поверхонь сухожилків та кісток, що дотикаються між собою. Фіброзна мембрана місцями потовщується, утворює капсульні, позакапсульні й розміщені в порожнині суглоба зв'язки, що зміцнюють суглобову сумку.

Суглобова порожнина являє собою щілиноподібний простір між покритими хрящем суглобовими поверхнями, який обмежений синовіальною мембраною суглоба і заповнений невеликою кількістю синовіальної рідини (2–3 мл). Вона сприяє ковзанню суглобових поверхонь кісток і усуненню тертя в суглобах. Запалення синовіальної сумки називається бурситом.

Допоміжними елементами суглоба є зв'язки, суглобові диски, меніски (хрящові пластинки) та деякі інші утворення, які роблять суглоби стійкими й міцними, а також сприяють збільшенню обсягу рухів.

При пошкодженнях (травмах) нерідко спостерігаються розтяги та розриви зв'язок, защемлення й руйнування менісків, а також стійке зміщення суглобових поверхонь з'єднаних кісток, яке призводить до порушення функції суглоба (вивих).

Порушення герметичності порожнини суглоба (анатомічної цілості його) при різних травмах і особливо при вогнепальних пораненнях нерідко супроводжується розвитком інфекції, розладом фізіологічної функції суглоба і всієї кінцівки.

За формою суглобових поверхонь розрізняють куле- й еліпсоподібні, циліндричні, блоковидні, сідлоподібні та плоскі суглоби. Форма суглобових поверхонь визначає обсяг і напрямок рухів, які відбуваються довкола трьох осей: поздовжньої, сагітальної та фронтальної (поперечної). Навколо фронтальної осі відбувається згинання (флексія) і розгинання (екстензія); навколо сагітальної – відведення (абдукція) і приведення (аддукція); навколо поздовжньої – обертання (ротація). Обертання усередину називається пронацією, а обертання назовні – супінацією.

Залежно від кількості осей суглоби розділяють на одноосьові (сполучення між ліктьовою і променевою кістками, гомілковостопний, ліктьовий, міжфалангові суглоби), двоосьові (колінний, скронево-нижньощелепний та ін.), багатоосьові (плечовий, кульшовий та ін.).

Суглоби, в утворенні яких беруть участь дві кістки, називаються простими, три і більше – складними.

Осьовий скелет

Скелет голови

Череп (cranium) є скелетом голови. В ньому розрізняють два відділи: мозковий і лицевий. У мозковому черепі містяться головний мозок, органи зору, слуху і рівноваги. Лицевий череп утворює кісткову основу дихального апарату і травного каналу. Межа між ними проходить по надорбітальному краю, виличній кістці і дузі до зовнішнього слухового отвору. Обидва відділи черепа складаються з окремих кісток, з'єднаних між собою нерухомо або за допомогою швів, за винятком нижньої щелепи, яка бере участь в утворенні парного скронево-нижньощелепного суглоба. Кісткову основу мозкового черепа утворюють парні тім'яні та скроневі і непарні потилична, лобова, клиноподібна та решітчаста кістки. Лицевий череп складається з верхньої та нижньої щелепи, парних піднебінних, скроневих, слізних, носових кісток, нижніх носових раковин і непарних лемеша і під'язикової кістки.

Мозковий відділ черепа поділяють на склепіння (дах) і основу. Основу черепа, у свою чергу, поділяють на зовнішню та внутрішню. Зовнішня поверхня склепіння черепа гладенька, на ній видно кісткові шви: лускоподібний, сагітальний (стріловидний), вінцевий, ламбдоподібний, зубчастий. Внутрішня (мозкова) поверхня склепіння черепа нерівна, зі швами, пальцеподібними втисненнями – відбитками звивин і борозн верхньої поверхні головного мозку, а також артерій та вен. Внутрішня кісткова пластинка склепіння черепа крихкіша, ніж зовнішня. Її називають склоподібною. При травмах голови, що супроводжуються значними втисненими переломами склепіння черепа, вона розтріскується з утворенням численних осколків. Зовнішня пластинка нерідко залишається непошкодженою.

Поверхня зовнішньої основи черепа нерівна з численними отворами: хоанами, великим (потиличним), яремним, рваним та іншими отворами. В бокових відділах основи черепа розташовані соско- та шилоподібний відростки.

На внутрішній основі черепа розрізняють три заглиблення: передню, середню і задню черепні ямки. В передній черепній ямці розміщені лобові частки великого мозку. В центрі середньої черепної ямки міститься турецьке сідло, в якому розташований гіпофіз, а обабіч нього – скроневі частки. В кістках середньої черепної ямки є отвори, через які в порожнину черепа із неї проходять судини і нер-

ви. Задня черепна ямка заповнена мозочком і довгастим мозком, який з деякими нервами, хребтовою артерією проходить через великий (потиличний) отвір.

Отвори внутрішньої основи черепа, особливо середньої черепної ямки, дно якої утворено тонкими кістками, є місцем виникнення тріщин при травмах черепа.

Кістки мозкового відділу черепа

Велике значення для діагностики і лікування різних пошкоджень та захворювань голови має знання топографо-анатомічного розміщення і особливостей будови окремих кісток мозкового черепа.

Потилична кістка (*os occipitale*) становить задньо-нижній відділ мозкового черепа. Вона має великий (потиличний) отвір, через який порожнина черепа з'єднується із хребтовим каналом. Через отвір проходять спинний мозок, судини та нерви. В кістці розрізняють основну та латеральні частини, потиличну луску. На задній (зовнішній) поверхні розташований зовнішній потиличний виступ, який легко прощупується через товщу шкіри.

Лобова кістка (*os frontale*) бере участь в утворенні переднього відділу склепіння черепа, передньої черепної ямки його основи й орбіт, в яких розміщені очні яблука та їх допоміжні органи (слізний апарат, м'язи, фасції). Складається з луски, носової та орбітальної частин. Зовнішня поверхня лобової кістки закінчується надорбітальним краєм. У носовій частині кістки міститься повітроносна лобова пазуха.

Тім'яна кістка (*os parietale*) – парна, утворює верхньобоківий відділ склепіння черепа. Між собою кістки з'єднуються сагітальним (стріловидним) швом, з лобовою кісткою і потиличною відповідно вінцевим і лямбдоподібним швами.

Скронева кістка (*os temporale*) – парна, знаходиться між потиличною, тім'яною і клиноподібною кістками, бере участь в утворенні основи і бокової стінки склепіння черепа. Кожна скронева кістка утворює суглоб з нижньою щелепою і з'єднується з виличною кісткою. Вона утворює виличну дугу. У скроневій кістці розрізняють піраміду із соскоподібним відростком, барабанну та лускоподібну частини.

В піраміді скроневої кістки розміщені органи слуху і рівноваги, в її каналах проходять судини і нерви (внутрішня сонна артерія, лицевий нерв та ін.). Барабанна частина скроневої кістки, яка зростається своїми кінцями з лусковою частиною і соскоподібним відрост-

ком, утворює зовнішній слуховий отвір, продовженням якого є зовнішній – слуховий хід, що досягає барабанної порожнини.

Клиноподібна кістка (*os sphenoidale*) знаходиться в центрі основи черепа. Спереду вона межує з лобовою і решітчастою кістками, ззаду – з потиличною і скроневою. В ній розрізняють тіло (потовщену її частину) і три пари відростків: малі крила, великі крила і крилоподібні відростки. В тілі кістки розміщена повітроносна порожнина – клиноподібна пазуха, яка вистелена слизовою оболонкою і має сполучення з порожниною носа. На верхній (мозковій) поверхні тіла є заглиблення – турецьке сідло, в центрі якого міститься гіпофіз – основна залоза внутрішньої секреції. У крилах і відростках клиноподібної кістки є канали і щілини, які пропускають судини, черепні нерви та їх відгалуження.

Решітчаста кістка (*os ethmoidale*) бере участь в утворенні основи мозкового черепа, стінок орбіт і носової порожнини. В ній розрізняють решітчасту і перпендикулярну пластинки та решітчастий лабіринт. Решітчасту пластинку видно з боку внутрішньої основи черепа. Вона має 30–40 невеликих отворів, крізь які в порожнину черепа проникають нюхові нервові волокна та судини. Перпендикулярна пластинка складає передньоверхній відділ кісткової перегородки носа. Знизу до неї приєднується непарна, чотирикутна пластинка – леміш (*vomer*), який утворює задньонижній відділ носової перегородки. Задній край лемеша гладенький, вільний і відокремлює один від одного задні носові отвори (*choanae*).

На кінцях до низу від країв решітчастої пластинки звисає решітчастий лабіринт, який складається з великої кількості решітчастих комірок, що містять повітря. Вони вистелені слизовою оболонкою, сполучаються між собою і з порожниною носа. Латеральна сторона лабіринта називається орбітальною пластинкою. Вона тонка та гладенька, бере участь в утворенні медіальної стінки орбіти. Медіальна сторона лабіринта виступає в порожнину носа у вигляді двох відростків – вільно вигнутих по краях і закручених назовні пластинок. Вони отримали назву верхньої та середньої носових раковин (*concha nasalis superior et media*). Інколи буває недорозвинена третя носова раковина (*concha nasalis supreme*).

Мозковий череп у новонародженого має відмінні особливості. Найхарактернішою ознакою черепа новонародженого є тім'ячка, які являють собою неокостенілі ділянки склепіння черепа. Всього тім'ячок шість. Суто практичне значення мають переднє і заднє

тім'ячка. Переднє тім'ячко ромбовидної форми, знаходиться на місці перетину вінцевого шва зі стріловидним, заднє – між двома тім'яними кістками спереду і потиличною лускою ззаду. Переднє тім'ячко за умов нормального розвитку дитини заміщується кістковою тканиною до кінця другого року життя, заднє – на другому місяці життя. При деяких захворюваннях терміни окостеніння тім'ячок подовжуються.

Кістки лицевого відділу черепа

Верхня щелепа (maxilla) – парна, найбільша кістка лицевого черепа. В ній розрізняють тіло і чотири відростки: лобовий, виличний, альвеолярний та піднебінний. Верхні щелепи носовими поверхнями тіла беруть участь в утворенні бокових стінок порожнини носа, піднебінними відростками разом з піднебінними кістками замикають порожнину знизу і відділяють її від ротової порожнини. Лобовим відростком верхня щелепа з'єднується з носовою частиною лобової кістки, виличним відростком – з виличною кісткою. По нижньому краю передньої поверхні тіла верхньої щелепи напівдугою розташований альвеолярний відросток. Нижній вільний край відростка–альвеолярна дуга – має заглиблення – зубні альвеоли для восьми верхніх зубів. Тіло верхньої щелепи має повітряносу верхньощелепну (гайморову) пазуху, в якій нерідко є кісткова перегородка і заглиблення по ходу відростків. Пазуха вистелена слизовою оболонкою, яка з'єднується широкою верхньощелепною розщільною із середнім носовим ходом.

Верхньощелепна, лобова і клиноподібна пазухи, а також решітчасті комірки складають приносіві пазухи. Нерідко запалення, що виникає у слизовій оболонці носа, поширюється і на слизову оболонку приносівих пазух.

Запалення слизової оболонки однієї або декількох приносівих пазух називається синуситом, верхньощелепної пазухи – синуситом верхньощелепним (гайморит), лобової – фронтитом, клиноподібної – сфеноїдитом, решітчастої – етмоїдитом.

Нижня щелепа (mandibula) – непарна кістка, яка займає передньонижній відділ лицевого черепа, складається із тіла та парної гілки нижньої щелепи. В тілі розрізняють два краї – верхній та нижній і дві поверхні – зовнішню та внутрішню. Нижній край являє собою основу нижньої щелепи, верхній утворює альвеолярну дугу, яка має альвеоли для 16 зубів. Гілки нижньої щелепи закінчуються двома відростками – вінцевим і суглобовим. До вінцевого відростка прик-

ріплюється скроневи́й м'яз, а суглобови́й відросток закінчується голівкою нижньої щелепи, яка бере участь в утворенні парного скронево-нижньощелепного суглоба. На внутрішній поверхні гілки нижньої щелепи є отвір, що веде в канал нижньої щелепи, який проходить у середині тіла нижньої щелепи й закінчується на її зовнішній поверхні підборідним отвором – місцем виходу підборідних судин і нервів.

Вилична кістка (*os zygomaticum*) – парна, з'єднується з виличними відростками скроневої та лобової кісток, великим крилом клиноподібної кістки і з верхньою щелепою. Скроневий відросток виличної кістки, з'єднуючись із виличним відростком скроневої кістки, утворює виличну дугу, яка є межею між мозковим і лицевим черепом.

Нижня носова раковина (*concha nasalis inferior*) – парна самостійна кістка, розміщена в порожнині носа у вигляді тонкої вигнутої пластинки. Під кожною із трьох носових раковин містяться верхній, середній та нижній носові ходи. Верхній і середній ходи з'єднують порожнину носа з повітряноносними пазухами клиноподібної, решітчастої, верхньощелепно́ї й лобової кісток. Нижній носовий хід з'єднується з порожниною орбіти крізь носослізний канал.

Слізна кістка (*os lacrimale*) – парна, найтонша з усіх кісток черепа пластинка чотирикутної форми, що утворює передню частину медіальної стінки орбіти. На боковій поверхні кістки є задній слізний гребінь, спереду якого проходить слізна борозна. Разом із такою самою борозною верхньої щелепи слізна борозна утворює ямку слізного мішка.

Носова кістка (*os nasale*) – парна, медіальним своїм краєм з'єднується з такою самою кісткою протилежної сторони, утворюючи кісткову спинку носа. Нижній вільний край носових кісток обмежує зверху грушоподібний (вхідний) отвір порожнини носа.

Піднебінна кістка (*os palatinum*) – парна, розміщена назад від верхньої щелепи. Вона бере участь в утворенні порожнини носа, рота, орбіти. Складається із горизонтальної та перпендикулярної пластинок, які з'єднуються між собою під прямим кутом. Піднебінна кістка має пірамідальний, орбітальний та клиноподібний відростки.

Під'язикова кістка (*os hyaideum*) розміщена між нижньою щелепою та щитоподібним хрящем гортані, має форму дуги. Вона складається з тіла і двох пар відростків: малих і великих ріжків. Малі ріжки відходять від тіла кістки вгору, назад і латерально в тім самім місці, що й великі. Вони значно коротші від великих. До ріжків кіст-

ки прикріплюються над- і під'язикові м'язи. За допомогою м'язів і зв'язок під'язикова кістка ніби підвішена до основи черепа (шило-подібним відростком вискових кісток) і з'єднана з гортанню.

Хребтовий стовп

Хребтовий стовп (*columna vertebralis*) складається з 33–34 хребців, з яких 24 хребці в дорослої людини вільні (7 шийних, 12 грудних, 5 поперекових), а решта зрослись між собою та утворили крижову (5 крижових хребців) й куприкову (4–5 куприкових хребців рудиментарних) кістки. Інколи крижову кістку утворюють 4 або 6 хребців. У рідкісних випадках загальне число хребців досягає 35–37 за рахунок збільшення числа куприкових хребців.

Хребці незалежно від відділу хребтового стовпа, в якому вони знаходяться, мають однакову будову. Хребець (*vertebra*) (за винятком першого шийного – атланта) має тіло, розташоване спереду, та дугу, обернену назад і з'єднану з тілом за допомогою двох ніжок, що обмежують хребцевий отвір. Отвори усіх хребців формують хребтовий канал, в якому міститься спинний мозок з його оболонками. Дуга хребця має 7 відростків, до яких кріпляться м'язи. Ззаду по середній лінії відходить непарний остистий відросток, з боків у фронтальній площині розміщені парні поперечні відростки, вгору і вниз від дуги відходять парні верхні та нижні суглобові відростки, якими хребці з'єднуються один з одним. Основи суглобових відростків обмежують верхні та нижні хребцеві вирізки, з яких при накладанні одного хребця на другий утворюються міжхребцеві отвори, крізь які проходять спинномозкові нерви та кровоносні судини.

Поперечний відросток шийного хребця називають також поперечно-ребровим. Закінчується він двома горбками – переднім і заднім.

Сполучення хребців між собою відбувається за допомогою міжхребцевих дисків, міжхребцевих симфізів і суглобів, які дозволяють хребтовому стовпу виконувати різноманітні рухи. Під дією скелетних м'язів у хребтовому стовпі можливі рухи навколо трьох осей: фронтальної, сагітальної та вертикальної (поздовжньої). Навколо фронтальної (поперечної) осі відбувається згинання і розгинання хребтового стовпа, навколо сагітальної – приведення і відведення (рух праворуч і ліворуч), навколо вертикальної – ротаційні рухи, або обертання (повороти вправо і вліво).

Найрухливішими є шийні хребці, менш рухливі – грудні хребці.

Велике значення у практиці дитячих хвороб, особливо у шкільній гігієні, мають викривлення хребта: фізіологічні (два вперед –

шийний і поперековий лордоз і два назад – грудний і крижовий кіфоз) і набуті. Набуті викривлення хребта найчастіше виникають у фронтальній площині (вбік) і називаються сколіозом.

Грудна клітка

Грудна клітка (cavitas thoracis) утворена грудними хребцями, дванадцятьма парами ребер і грудиною. В ній розрізняють два отвори, або верхню і нижню апертури. Простір, обмежений грудною кліткою і діафрагмою, називається грудною порожниною. Діафрагма відділяє грудну порожнину від черевної.

Грудина (sternum) складається із трьох частин: ручки, тіла та мечоподібного відростка. На верхньому краю ручки грудина є яремна вирізка. До бокових поверхонь грудина (до ключичних і реберних вирізок) прикріплюються ключиці та 7 пар ребер.

Ребра (costae) – вигнуті кісткові, а в передньому відділі хрящові, пластинки, розміщені симетрично обабіч грудних хребців. Ребер є 12 пар; кожному грудному хребцю відповідає пара ребер. Рахують їх зверху донизу. Сім пар верхніх ребер з'єднуються з грудиною і називаються справжніми. Хрящі VIII, IX і X пар ребер з'єднуються із хрящем ребра, яке розташоване вище, і утворюють реберну дугу. Ці ребра називаються несправжніми. XI і XII пари ребер вільно закінчуються в м'язах передньої стінки живота, відрізняються від інших більшою рухливістю і називаються коливними ребрами. Із хребцями ребра з'єднуються за допомогою суглобів.

В кожному ребрі розрізняють головку, шийку та тіло ребра. Уздовж нижнього краю внутрішньої поверхні тіла ребра проходить борозна, що відповідає приляганню міжреберних судин і нерва.

Додатковий скелет

У процесі еволюції людини скелет кінцівок зазнав значних змін. Верхні кінцівки стали органами праці, нижні зберегли функції опори і переміщення, утримують тіло людини у вертикальному положенні.

У скелеті верхньої та нижньої кінцівок виділяють пояс і скелет вільної кінцівки.

Кістки верхньої кінцівки

Пояс верхньої кінцівки складається з двох кісток – лопатки та ключиці.

Лопатка (scapula) – парна, плоска, трикутної форми кістка, що міститься на задній поверхні грудної клітки на рівні 2–7-го ребра.

В ній розрізняють передню (угнуту) реберну і спинну (дорзальну) випуклу поверхні і три кути: нижній, латеральний і верхній. Заглиблення на реберній поверхні лопатки називається підлопатковою ямкою. На спинній поверхні лопатки міститься добре розвинутий і різко виступаючий назад кістковий гребінь — ость лопатки, яка продовжується в широкий і плоский плечовий відросток—акроміон. За допомогою акроміона лопатка з'єднується із ключицею. Ость лопатки відділяє розміщену над нею надосну ямку від підосної, що лежить нижче.

Латеральний кут лопатки потовщений, сплюснутий і утворює суглобову западину для зчленування з головкою плечової кістки. За суглобовою западиною міститься шийка лопатки. Від верхнього краю лопатки (за її шийкою) вгору відходить добре виражений дзюбоподібний відросток.

Ключиця (clavicula) — парна, довга, трубчаста S-подібно зігнута кістка, що розміщується майже горизонтально між ключичною вирізкою грудини й акроміоном спереду та зверху від першого ребра. Ключицю можна легко прощупати крізь шкіру. В ній розрізняють тіло (середня її частина) та два кінці — грудинний і акроміальний. Грудинним кінцем ключиця з'єднується з грудиною, акроміальним — з лопаткою.

Скелет вільної верхньої кінцівки складається із плечової кістки, кісток передпліччя (ліктьової та променевої) та кисті, які, у свою чергу, включають кістки зап'ястка, п'ястка і фаланги пальців.

Плечова кістка (humerus) являє собою типову довгу трубчасту кістку. В ній розрізняють тіло (середній її відділ — діафіз) і два кінці (епіфізи): верхній (проксимальний) і нижній (дистальний). Своїм верхнім кінцем плечова кістка з'єднується з лопаткою, нижнім — з кістками передпліччя. Верхній кінець утворює головку плечової кістки, частину якої можна прощупати крізь шкіру в глибині пахвової ямки. Донизу головка закінчується звуженою ділянкою — анатомічною шийкою, за якою містяться два горбки — великий і малий. Від кожного горбка донизу відходять відповідні гребені, які обмежують міжгорбкову борозну. Ділянка кістки, яка розміщена під горбками, між головкою і тілом плечової кістки, має назву хірургічної шийки. На хірургічну шийку припадає 53 % усіх переломів плечової кістки.

Нижній, дистальний, кінець плечової кістки розширений і трохи зігнутий наперед, закінчується виростком плечової кістки. З медіальної та латеральної сторін над виростком помітні два підвищення — медіальний та латеральний надвиростки, до яких прикріплюються

м'язи. Кожний з надвиростків добре прощупується крізь товщу шкіри. Медіальна частина виростка має форму блока і зчленовується з ліктьовою кісткою. З боку від блока міститься кулеподібна головка виростка плечової кістки, яка з'єднується з променевою кісткою.

Ліктьова кістка (ulna) розміщена збоку мізинця (V пальця), променева (radius) – збоку великого (I) пальця.

Верхній кінець ліктьової кістки потовщений, на ньому міститься блокова вирізка, обмежена вінцевим (переднім) і ліктьовим (заднім) відростками. Цією вирізкою ліктьова кістка зчленовується із блоком плечової кістки. До горбистості, що розміщена нижче від вінцевого відростка, прикріплюється плечовий м'яз. На нижньому кінці ліктьової кістки є головка, від якої з медіальної сторони відходить шилоподібний відросток.

На проксимальному кінці променевої кістки міститься циліндричної форми головка променевої кістки із суглобовою ямкою для зчленування з головкою виростка плечової кістки. Нижче від головки розташована шийка та горбистість променевої кістки, до якої прикріплюється двоголовий м'яз плеча. Нижній кінець променевої кістки потовщений. На ньому із зовнішньої сторони міститься шилоподібний відросток, із внутрішньої – ліктьова вирізка для з'єднання з головкою ліктьової кістки. Променева кістка з першим рядом кісток зап'ястка з'єднується зап'ястковою суглобовою поверхнею.

Кисть (manus) складається з кісток зап'ястка, п'ястка та кісток пальців кисті.

Зап'ясток (carpus) невеликих кісток, які розміщені у два ряди (по чотири кістки). В першому (проксимальному) ряді, якщо розглядати в медіальному напрямку, знаходяться човноподібна, півмісяцева, тригранна та горохоподібна кістки. Другий (дистальний) ряд утворюють кістка-трапеція, трапецієподібна, головчаста та гачкувата кістки.

П'ясток (metacarpus) складається з 5 (I–V) коротких трубчастих кісток – п'ясткових кісток. Рахунок їх ведуть з боку великого пальця до мізинця. Кожна п'ясткова кістка має основу (проксимальний кінець), тіло (середня частина кістки) і головку (дистальний кінець кістки).

Кістки пальців кисті. В кисті розрізняють великий, вказівний, середній, безіменний пальці та мізинець. Фаланг пальців є 14. Великий палець складається з двох фаланг, чотири інші – з трьох: проксимальної, середньої та дистальної. Це короткі трубчастої форми кістки, які мають основу, тіло і головку фаланги.

Пояс нижньої кінцівки. Складається з тазових кісток, які парним крижово-клубовим суглобом з'єднуються із крижовою кісткою (os sacrum).

Тазова кістка (os coxae) утворена трьома кістками: клубовою (верхньозадній відділ), сідничною (нижньозадній відділ) та лобковою (передній відділ тазової кістки). До періоду статевої зрілості ці кістки зростаються між собою. Тіла кісток на зовнішній своїй поверхні утворюють сферичної форми заглиблення— кульшову западину, яка є суглобовою ямкою для головки стегнової кістки. Остання разом з кульшовою западиною являє собою кісткову основу кульшового суглоба.

Тазові і крижові кістки, з'єднуючись за допомогою крижово-клубових суглобів і лобкового симфіза, утворюють таз (pelvis).

Розрізняють таз великий і малий. Великий таз обмежений з боків крилами клубових кісток, а ззаду— нижніми поперековими хребцями та основою крижової кістки. Від малого таза він відмежується лінією, що проходить спереду назад по верхньому краю лобкового симфізу до основи крижової кістки. Великий таз спереду відкритий, знизу сполучається з порожниною малого таза, вгорі продовжується в черевну порожнину. В ньому розміщені органи нижнього поверху черевної порожнини (тонка та товста кишки тощо). Малий таз є вмістилищем деяких органів сечостатевої системи і травного каналу (у жінок: матки, яєчників, прямої кишки, сечового міхура, піхви; у чоловіків: передміхурової залози, сім'яних міхурців, частини сім'яносних протоків, прямої кишки, сечового міхура), а також судин і нервів. До кісток таза прикріплюються м'язи живота та стегна.

Форма та розміри таза мають статеві відмінності. У жінок таз ширший і нижчий, ніж у чоловіків. Відстань між гребенями клубових кісток у жінок більша, ніж у чоловіків, оскільки крила цих кісток у них більше розсунуті в боки. Розміри жіночого таза під час пологів можуть збільшуватися за рахунок розтягнення крижово-клубових суглобів і лобкового симфізу.

Будова таза може змінюватися при різних захворюваннях (захворюваннях кісток, рахіті тощо), які призводять до його деформації. При значній деформації таза нормальні пологи неможливі.

Повне окостеніння кісток таза і зрощення окремих його частин завершуються до 20–25 років.

Скелет вільної нижньої кінцівки подібний за будовою до скелету верхньої кінцівки і складається зі стегнової кістки, кісток гомілки та стопи.

Стегнова кістка (femur) — найбільша і найдовша трубчаста кістка у скелеті людини. На її проксимальному кінці розміщується головка для з'єднання з тазовою кісткою. Шийка стегнової кістки з'єднує головку з тілом і утворює з ним кут близько 130° . На межі шийки і тіла є два кісткових горби — вертлюги. Великий вертлюг розміщений латерально, ззовні, легко прощупується. Малий вертлюг знаходиться біля нижнього краю шийки, за великим.

Нижній, дистальний, кінець стегнової кістки потовщений. В ньому розрізняють два виступи — медіальний (присередній) та латеральний (бічний) виростки. Над суглобовою поверхнею медіального виростка є медіальний надвиросток, на латеральному боці одноіменного виростка міститься латеральний надвиросток менших розмірів.

Тіло стегнової кістки наближається до циліндричної форми, вигнуте вперед і ніби викручене довкола поздовжньої осі.

Скелет гомілки складають дві кістки: медіально, з боку великого пальця, розміщена товстіша великогомілкова кістка (tibia), латерально, з боку мізинця стопи, — малоогомілкова кістка (fibula). Обидві відносяться до довгих трубчастих кісток. На проксимальному кінці великогомілкової кістки, яким вона бере участь в утворенні колінного суглоба, є два суглобових виростки: медіальний та латеральний. Між суглобовими поверхнями виростків стегнової і великогомілкової кісток розміщені два хрящі — меніски, які нерідко травмуються, особливо у спортсменів. Внизу великогомілкова кістка зчленовується з надп'ятковою кісткою заплесна (стопи). Дистальний кінець великогомілкової кістки закінчується спрямованим донизу відростком — присередньою кісточкою (malleolus medialis), яка добре примітна і прощупується під шкірою.

Малоогомілкова кістка має тіло і два кінці. На верхньому, проксимальному, кінці міститься головка малоогомілкової кістки. З медіального її боку розташована суглобова поверхня головки для з'єднання з великогомілковою кісткою. Донизу головка звужується і за допомогою шийки малоогомілкової кістки переходить у тіло кістки.

Нижній, дистальний, кінець малоогомілкової кістки потовщений і утворює бічну кісточку (malleolus lateralis), довшу за присередню кісточку великогомілкової кістки.

Скелет стопи утворений 26 кістками. В ньому розрізняють: зап'яско (tarsus) із 7 губчастих кісток (надп'яскової, п'яскової, човноподібної, кубоподібної і трьох клиноподібних), плесно (metatarsus) — 5 коротких трубчастих кісток і кістки пальців стопи.

Кістки стопи, з'єднані зв'язками і сухожилками м'язів, утворюють склепіння стопи. Наявність склепіння стопи допомагає рівномірному розподілу навантаження та забезпечує пружність і еластичність під час ходьби. При послабленні зв'язок і м'язів, які підтримують склепінчасту будову стопи (робота, пов'язана з перенесенням великих вантажів або тривалим стоянням, тощо), розвивається плоскостопість.

Суглоби кінцівок

Плечовий суглоб (articulatio humeri) утворений головкою плечової кістки і суглобовою западиною лопатки. Капсула плечового суглоба скріплена зв'язками і м'язами. За формою суглобових поверхонь плечовий суглоб — типовий кулястий, найрухоміший суглоб. У ньому можливі рухи навколо трьох осей: фронтальної (згинання й розгинання), сагітальної (відведення і приведення) та вертикальної (обертання плеча разом із передпліччям і кистю до середини та назовні).

Ліктювий суглоб (articulatio cubiti) — складний суглоб, утворений зчленуванням трьох кісток: плечової, ліктювої та променевої. Він об'єднує в собі три суглоби: плечоліктювий (з'єднання між плечовою і ліктювою кістками), плечопроменевий (з'єднання між плечовою і променевою кістками), променеліктювий (з'єднання між променевою і ліктювою кістками у проксимальному відділі). Ці суглоби мають загальну капсулу, зміцнену зв'язками. В ліктювому суглобі можливі згинання, розгинання, пронація (обертання передпліччя всередину) та супінація передпліччя (обертання його назовні). При цьому рухи в суглобі відбуваються навколо вертикальної осі; ліктюва кістка зберігає звичайне положення на передпліччі, а променева обертається разом з кистю навколо неї.

Променезап'ястковий суглоб (articulatio radiocarpea) являє собою з'єднання променевої кістки із проксимальними суглобовими поверхнями човноподібної, півмісяцевої та тригранної кісток. У цьому суглобі відбуваються такі рухи: згинання (в долонному напрямку), розгинання (тильне згинання), приведення та відведення, а також обертання по колу.

Кістки кисті з'єднані декількома суглобами, які закріплені короткими та міцними зв'язками, — середньозап'ястковим (між кіст-

ками першого і другого рядів кісток зап'ястка), міжзап'ястковим (між окремими кістками зап'ястка і основами п'ясткових кісток), і міжфаланговими, що дозволяють здійснювати різноманітні рухи.

Кульшовий суглоб (*articulatio coxae*) утворений головкою стегнової кістки та кульшовою западиною тазової кістки. Суглобова капсула охоплює більшу частину шийки стегнової кістки і прикріплюється до тазової та стегнової кісток так, що значна частина шийки розташована всередині суглобової порожнини. Всередині порожнини суглоба міститься також зв'язка головки стегнової кістки, через яку проходять судини і нерви. Кульшовий суглоб має кулясту форму і відноситься до багатоосьових суглобів. У ньому можливі різноманітні рухи: згинання, розгинання, відведення, приведення, кругові.

Колінний суглоб (*articulatio genus*) утворений суглобовими поверхнями виростків стегнової та великогомілкової кісток. До його передньої поверхні прилягає наколінок (*patella*) – найбільша сесамовидна (від гред. *sesamoideus* – схожий на кунжутне сім'я) кістка, що міститься в товщі сухожилка чотириголового м'яза стегна. Наколінок сприяє плавному ковзанню сухожилка цього м'яза і збільшенню обсягу рухів у суглобі. Суглобові поверхні стегнової та великогомілкової кісток доповнені внутрішньосуглобовими хрящами: медіальним і латеральним менісками. Колінний суглоб зміцнений зв'язками, які розміщені в порожнині суглоба, і тими, що лежать поза нею. Ці зв'язки з'єднані з менісками, суглобовою сумкою, виростками і надвиростками стегнової та великогомілкової кісток.

Колінний суглоб має декілька синовіальних сумок, в яких при пошкодженні й захворюваннях колінного суглоба скупчується значна кількість рідини. За формою суглобових поверхонь колінний суглоб належить до типових виросткових суглобів. У ньому можливі рухи навколо двох осей: згинання і розгинання по фронтальній осі, а також обертання гомілки при зігнутому коліні навколо вертикальної (поздовжньої) осі.

Гомілковостопний суглоб (*articulatio talocruralis*). В утворенні гомілковостопного суглоба беруть участь суглобові поверхні обох кісток гомілки і надп'яткової кістки; з'єднані разом великогомілкова і малогомілкова кістки своїми дистальними кінцями – медіальною (присередньою) та латеральною (бічною) кісточками – подібно до виделки щільно охоплюють блок надп'яткової кістки. Це з'єднання закріплене міцним зв'язковим апаратом. Гомілковостопний суглоб відноситься до блоковидних.

М'язи (musculi) виконують рухову функцію організму в цілому і його окремих частин. Виділяють дві основні групи м'язів: посмуговані, або скелетні, та непосмуговані. Перші ще називаються довільними, другі – недовільними.

В організмі людини нараховують майже 400 скелетних м'язів, які скорочуються відповідно до його волі. Діяльність м'язів регулюється центральною нервовою системою.

М'язи людини виконують два види роботи. Перший вид м'язової роботи – рух, тобто переміщення тіла у просторі або частин тіла одна відносно одної (динамічна робота). Другий вид роботи, яку виконують скелетні м'язи, полягає в утриманні частин тіла у відповідному положенні. Цим забезпечується відповідна поза тіла і протидія зовнішнім силам, які намагаються цю позу змінити (статична робота). Обидва види, м'язової роботи співіснують і доповнюють один одного: статична діяльність забезпечує вихідне положення тіла, що є основою виконання динамічної роботи. Одночасно м'язова робота рефлекторно викликає зміни в діяльності внутрішніх органів, які забезпечують достатнє постачання в м'язи кисню і поживних речовин та видалення з них кінцевих продуктів обміну.

М'язи в живому організмі весь час перебувають у стані деякого напруження, або тонусу, який підтримується імпульсами, що йдуть з центральної нервової системи. При тривалій роботі м'язи стомлюються, тобто тимчасово знижується або втрачається їх працездатність, яка зумовлена змінами в обміні речовин. Стомлення є нормальним фізіологічним станом тимчасового зменшення функціональних можливостей організму внаслідок напруженої або тривалої діяльності, який швидко проходить. Перевтомлення – стан організму, викликаний надмірним одноразовим або прогресуючим нагромадженням його.

У відповідь на нервові імпульси м'язи скорочуються і здійснюють формоутворюючий вплив не лише на кістки, зв'язки, суглоби, а й на внутрішні органи, викликають посилення обміну речовин. Удосконалення рухових реакцій організму досягається тренуванням. Внаслідок тренування може збільшитись в 1,5–2 рази швидкість рухів м'язів, в 1,5–3 рази – сила. Крім того, підвищується стійкість організму до захворювань і несприятливих факторів навколишнього середовища. Удосконалення вегетативних функцій організму виявляється в тому, що хвилиний об'єм серця під час роботи збільшується 2–3 рази, об'єм легеневої вентиляції – в 1,5–2 рази тощо. Правильно дозована фізична праця і вправи впливають на гармо-

нійний розвиток людини; вони сприяють підвищенню не лише фізичної, а й розумової працездатності.

Будова. У м'язі розрізняють початок його, головку, черевце – найтовщу і найширшу його частину – та два кінці. Кінець, яким починається м'яз, називають головою. Обидва кінці м'яза переходять у міцний сполучнотканинний утвір – сухожилок. Проте така назва кінців умовна, оскільки при деяких положеннях тіла кінці міняються місцями. Сухожилкова частина м'яза за допомогою колагенових волокон прикріплюється до кістки, вплітаючись в окістя або охрястя, у шкіру або орган, який приводиться в рух цим м'язом. Деякі м'язи, особливо ті, що беруть участь у формуванні стінок черевної порожнини, мають широкий плоский сухожилок (*tendo*), відомий як сухожилкове розтягнення, або апоневроз (*aponeurosis*).

Кожен м'яз складається з посмугованих м'язових волокон, які мають оболонку – **ендомізій**. Пучки волокон відокремлені сполучнотканинними прошарками, які утворюють **перимізій**.

Допоміжний апарат м'язів об'єднує анатомічні утворення, які допомагають м'язам виконувати свої функції. Це фасції, синовіальні сумки, піхви сухожилків, міжм'язові перетинки, сесамоподібні кістки тощо.

Фасція (*fascia*) – сполучнотканинна пластинка, яка побудована з колагенових та еластичних волокон, розміщена на поверхні м'яза (поверхнева фасція) або у глибині під м'язами (глибока фасція). На кінцях м'яза фасція зрощується із сухожилками та кістками. При патологічних процесах фасції виконують роль біологічних бар'єрів: перешкоджають поширенню ексудату, гною, крові при крововиливах.

Класифікація. М'язи розподіляють за різними ознаками: положенням в тілі людини, формою, напрямком м'язових волокон, силою та характером роботи, яку вони виконують (статичні, динамічні), будовою, функцією, відношенням до суглобів тощо. Проте найбільш практичне значення має класифікація м'язів за функцією, яку вони виконують, і напрямком їхнього руху. М'яз, що зближує передні поверхні окремих частин кінцівки, розділених одним або декількома суглобами, називається згиначем (*flexor*), а сам рух – згинанням (*flexio*). Зближення задніх поверхонь кінцівок здійснюють м'язи-розгиначі (*mm. extensores*), рух називається розгинанням (*extensio*). М'яз, який наближає кінцівку до серединної площини тіла, називається привідним (*adductor*) (рух – приведення – *adductio*); м'яз, який віддаляє кінцівку, – відвідним (*t. abductor*) (рух – відведення –

abductio). Обертання кінцівки всередину виконує м'яз-пронатор (pronator), назовні – м'яз-супінатор (supinator). Крім того, є м'яз-обертач (rotator), м'яз-підіймач (levator), м'яз-стискач, або сфінктер (constrictor) та ін.

Стискуючі й розширюючі м'язи здебільшого розміщені навколо отворів, які вони або закривають (стискають – сфінктери), або відкривають (розширюють – м'язи-розширювачі). М'язи, які виконують спільну за напрямком роботу, називаються синергістами, а м'язи протилежної дії – антагоністами. Проте дійсного антагонізму в роботі м'язів немає, оскільки під час скорочення м'яза його антагоніст немов сприяє тому, щоб рух відбувався легко і м'яко.

Узгодженість рухів називається координацією.

5.2 Система крові та кровообігу. Лімфатична система

Кров до органів і тканин організму завдяки періодичним скороченням серця рухається кровеносними судинами, які становлять собою єдину замкнену систему. Серце і судини складають систему кровообігу. У всіх ссавців є два кола кровообігу: велике і мале. Основним органом кровообігу є серце, яке має такі властивості як збудливість, автоматія, провідність, скоротливість, що забезпечують йому безперервну ритмічну діяльність.

Серце (cor) – порожнистий м'язовий орган конусоподібної форми. В ньому розрізняють основу, яка повернена уверх, назад і праворуч, округлену верхівку, що спрямована вниз, уперед і ліворуч від передньої серединної лінії, і три поверхні: грудинно-реберну, легеневу та діафрагмальну. При високому стоянні діафрагми або при збільшенні серця воно ніби лежить на ній.

Серце знаходиться в передньому середостінні грудної порожнини асиметрично: 2/3 його розміщено ліворуч, 1/3 праворуч від передньої серединної лінії.

Маса серця чоловіка становить в середньому 300 г, жінки – 220 г.

Зовні серце вкрите оболонкою, яка являє собою замкнений серозний мішок, – навколосерцевою сумкою, або перикардом (pericardium). Він складається з двох шарів: зовнішнього фіброзного та внутрішнього серозного. Фіброзний шар переходить у зовнішню оболонку (адвентицію) магістральних судин серця і утворює сполучнотканинні тяжі, якими перикард прикріплюється до внутрішньої поверхні грудини. Внутрішній серозний шар, у свою чергу, ділиться на два листки: вісцеральний, або епікард, і парієтальний (пристінковий), який щільно зрощений із внутрішньою поверхнею зовнішнього

фіброзного шару і вистилає його зсередини. Між вісцеральним і паріетальним листками утворюється щілиноподібна серозна перикардіальна порожнина з невеликою кількістю серозної рідини, яка зменшує тертя при рухах серця. При захворюваннях кількість цієї рідини може збільшуватись, у порожнину можуть проникати патогенні мікроорганізми. Запалення перикарда називається перикардитом.

Середня оболонка – **міокард** (myocardium). Міокард, або м'язова тканина серця, хоча і має поперечну посмугованість, але гістологічно відрізняється від скелетних м'язів. Міокард складається не з окремих багатоядерних волокон, розміщених паралельно одне одному, а являє собою сітку одноядерних клітин – кардіоміоцитів. У м'язах серця розрізняють два відділи – міокард передсердь і міокард шлуночків.

Третя (внутрішня) оболонка серця – **ендокард** (endocardium), який вистилає внутрішню поверхню порожнин серця. Він складається з шару сполучної тканини з великою кількістю еластичних волокон і непосмугованих м'язових клітин та із внутрішнього ендотеліального шару.

Серце людини – чотирикамерне. Поздовжньою перегородкою воно розділене на праву і ліву половини. У праву половину поступає венозна кров, у ліву – артеріальна. В нормі вони не змішуються.

Кожна половина серця складається з двох камер: верхньої – передсердя (atrium) та нижньої – шлуночка (ventriculus). Передсердя і шлуночок сполучаються між собою – за допомогою передсердно-шлуночкового отвору. Цих отворів два: один – у правій половині серця, другий – в лівій. Ендокард у ділянці цих отворів утворює складки, які називаються клапанами. Такі складки є в отворів легеневого стовбура (у правому шлуночку) і аорти (в лівому шлуночку). Клапани, які розміщуються в передсердно-шлуночкових отворах, називаються передсердно-шлуночковими. Правий передсердно-шлуночковий клапан складається із трьох стулок і називається ще тристулковий, лівий – із двох стулок – мітральний. Клапани, які знаходяться в місці відходження легеневого стовбура й аорти, складаються з трьох півмісяцевих заслонок: передньої (задньої), лівої та правої. Передсердно-шлуночкові клапани відкриваються і пропускають кров із передсердь у шлуночки, а клапани легеневого стовбура й аорти – по течії крові від шлуночків у судини. В нормі клапани перешкоджають зворотній течії крові із шлуночків у передсердя або із судин у шлуночки. При деяких хворобах, що супроводжуються розвитком мітральних вад серця, будова отворів і клапанів серця по-

рушується. Отвори стають або вузькими, або широкими, а клапани – недостатніми, що призводить до порушення роботи серця.

Діяльність серця

Фази серцевого циклу. Серцевий цикл складається з ритмічних скорочень, які повторюються, розслаблень передсердь і шлуночків і паузи. Скорочення їх називається систолою, розслаблення – діастолюю. Загальна тривалість серцевого циклу дорівнює 0,8 с: систола передсердь – 0,1 с, систола шлуночків – 0,3 с, загальна пауза – 0,4 с, що відповідає 75 серцевим скороченням в 1 хвилину.

Розрізняють три основні фази серцевого циклу. Скорочення серця починається з одночасного скорочення обох передсердь – I фаза. Кров при цьому нагнітається у шлуночки, які знаходяться в розслабленому стані. Потім настає систола шлуночків – II фаза. При цьому кров викидається в аорту і легеневий стовбур. Після систоли шлуночків починається їхня діастола – III фаза. Передсердя в цей час також знаходяться в розслабленому стані, під час якого кров надходить із венозних судин. Ця фаза серцевої діяльності називається загальною паузою.

У нормі, у стані, спокою, частота серцевих скорочень коливається від 60 до 80 уд./хв. У відповідних умовах і при захворюваннях частота серцевих скорочень може змінюватись. При більш повільному ритмі – **брадикардії** – частота серцевих скорочень дорівнює 40–50 уд./хв, при частішому – **тахікардії** – перевищує 90–100 і становить 150 і більше уд./хв. Порушення правильного ритму серцевих скорочень називається **аритмією**.

Об'єм крові, що викидає шлуночок серця за одне скорочення, називається систолічним. Він дорівнює 65 мл. Кількість крові, яку викидає шлуночок за 1 хв, називається хвилинним об'ємом серця. Він дорівнює систолічному об'єму, помноженому на число серцевих скорочень в 1 хв (4,5–5 л).

Крім цих даних, для характеристики діяльності серця і динаміки його скорочень, які супроводжуються механічними та звуковими проявами, прийнято визначати серцевий поштовх, вислуховувати тони серця і робити інші дослідження. Серцевий поштовх визначається в V міжреберному проміжку зліва прикладанням руки.

Тони серця – це звуки, які виникають під час систоли і діастоли серця. Їх можна вислуховувати безпосередньо вухом або за допомогою спеціальних пристроїв: стетоскопа, фонендоскопа, фонокардіографа. та ін.

Здатність серця ритмічно скорочуватись під впливом процесів, що протікають в ньому самому, називається автоматією. Її забезпечує специфічна м'язова тканина, що утворює в серці провідну систему. Остання складається із пазушно-передсердного (Кіса – Флека) та передсердно-шлуночкового (Ашофа – Тавари) вузлів і передсердно-шлуночкового пучка (пучок Гіса), що розгалужується на праву і ліву ніжки, які в ділянці верхівки серця переходять в сітку серцевих провідних міоцитів (волокон Пуркін'є). Пазушно-передсердний вузол розміщений у стінці правого передсердя біля отворів порожнистих вен. Тут виникає збудження, яке передається на інші вузли та пучки, завдяки чому цей вузол називають ще водієм серцевого ритму. Тому скорочення серця в нормі завжди починається зі скорочення передсердь, за яким настає систола шлуночків, чим і забезпечується ритмічне скорочення всього серця.

Кровоносна система

Рух крові по судинах. Серце є центральним органом системи кровообігу, що об'єднана у велике та мале коло кровообігу. Від серця кров відтікає кровоносними судинами, які називаються артеріями. Судини, які несуть кров до серця, називаються венами.

Велике коло кровообігу починається з лівого шлуночка серця найбільшою судиною тіла людини – аортою. В ній розрізняють три частини: висхідну частину аорти, дугу аорти та низхідну частину аорти. Частина аорти, яка піднімається вгору, називається висхідною. Від цієї частини аорти відходять права та ліва вінцеві (коронарні) артерії, які забезпечують артеріальною кров'ю саме серце.

Вінцеві артерії, їх гілки й анастомози, а також вени серця, що вливаються у венозну пазуху серця, яка відкривається у праве передсердя, утворюють серцеве (третє) коло кровообігу.

Частина аорти, яка йде в горизонтальному напрямку за висхідною, називається дугою, третя – низхідна частина – низхідною частиною аорти. Остання переходить у грудну частину. Грудна частина аорти через отвір діафрагми потрапляє в черевну порожнину і називається черевною частиною аорти. Від дуги аорти відходять три великі судини: плечоголовний стовбур, ліва загальна сонна та ліва підключична артерії.

Плечоголовний стовбур, розміщений попереду трахеї, розгалужується на праві загальну сонну і підключичну артерії. Загальні сонні артерії, у свою чергу, розгалужуються на рівні щитоподібного хряща на зовнішню та внутрішню сонні артерії. Внутрішня сонна

артерія через свої численні гілки постачає кров у головний мозок і очне яблуко, зовнішня сонна та підключична артерії – у всі тканини голови, шиї та пояса верхніх кінцівок. Найбільш великі гілки зовнішньої сонної артерії – лицева і поверхнева скронева артерії.

Підключична артерія проходить над верхівкою легень, віддає численні гілки, які постачають кров шиї, грудній клітці спереду та щитоподібній залозі. Від підключичної артерії відходить хребтова артерія, яка віддає гілки спинному мозку, мозочку, твердій оболонці потиличних часток великого мозку. Далі основний стовбур підключичної артерії переміщується в пахвову ямку і називається пахвовою артерією (віддає гілки до м'язів пояса верхньої кінцівки), яка потім переходить у плечову артерію. У ліктьовій ямці плечова артерія розгалужується на променево та ліктьову артерії.

Променева артерія в нижній третині не вкрита м'язами і на ній в нормі легко і чітко прощупується артеріальний пульс. З передпліччя ліктьова та променева артерії переходять на кисть і утворюють дві дуги: поверхневу та глибоку, які постачають кров тканинам кисті та пальців.

Грудна частина аорти віддає вісцеральні гілки стравоходу, перикарду, бронхам, а парієтальні – стінкам грудної порожнини та діафрагмі.

Від черевної частини аорти відходять парні й непарні вісцеральні гілки до стінок та органів живота. Парні вісцеральні гілки: надниркові, ниркові, яєчкові (у жінок – яєчникові); непарні вісцеральні гілки: черевний стовбур, верхня та нижня брижові артерії.

Черевний стовбур, у свою чергу, розгалужується на три великі артерії: ліву шлункову, селезінкову, загальну печінкову.

Черевна частина аорти на рівні IV поперекового хребця розгалужується на праву та ліву клубові артерії з наступним розгалуженням їх на внутрішню і зовнішню клубові артерії. Внутрішня клубова артерія віддає численні гілки м'язам таза і особливо органам малого таза (матці, сечовому міхуру, прямій кишці тощо). Зовнішня клубова артерія під пахвинною зв'язкою переходить на стегно і дістає назву стегнової артерії. Найбільша гілка стегнової артерії – глибока артерія стегна – живить кров'ю стегно. У підколінній ямці стегнова артерія переходить у підколінну. Тут від неї відокремлюються гілки, які живлять колінний суглоб. Донизу підколінна артерія розгалужується на передню і задню великогомілкові артерії. Передня великогомілкова артерія переходить на тил стопи і називається тильною артерією стопи. Задня великогомілкова артерія позаду медіа-

льної кісточки розділяється на медіальну (присередню) і латеральну (бічну) підшовні артерії.

В органах і тканинах артерії розгалужуються на найдрібніші гілочки – артеріоли, що закінчуються капілярами, стінки яких складаються з одного шару клітин ендотелію і виконують обмінну функцію. Капіляри разом із дрібними артеріями, артеріолами, венулами, дрібними венами складають мікроциркуляторне русло системи кровообігу, в якому відбувається мікроциркуляція крові та лімфи.

Із мікроциркуляторного русла кров переходить у вени (глибокі та поверхневі). Глибокі вени супроводжують одноіменні артерії. Із поверхневих вен, які знаходяться під шкірою, найбільше практичне значення мають вени верхньої та нижньої кінцівок: латеральні та медіальні підшкірні вени руки, проміжна вена ліктя, передпліччя, великі й малі підшкірні вени ноги тощо.

Вени великого кола кровообігу об'єднані у дві системи: систему верхньої порожнистої вени та систему нижньої порожнистої вени. Системою верхньої порожнистої вени кров потрапляє до серця від верхньої половини тіла: голови, шиї, верхніх кінцівок, стінок та органів грудної порожнини. Верхня порожниста вена розміщена в передньому середостінні грудної порожнини.

Нижня порожниста вена збирає кров із нижньої половини тіла. Кров від шлунку, тонкої та товстої кишок, селезінки, підшлункової залози і жовчного міхура перед тим, як влитися в нижню порожнисту вену, проходить по ворітній вені через печінку, де, з одного боку, збагачується, наприклад, глюкозою, а з другого, що особливо важливо, очищається від токсичних продуктів метаболізму, що надходять із кишок. Потім кров печінковою веною надходить у нижню порожнисту вену. Нижня і верхня порожнисті вени впадають у праве передсердя. Тут закінчується велике коло кровообігу.

Із правого передсердя кров потрапляє у правий шлуночок і далі в судини малого кола кровообігу.

Мале (легеневе) коло кровообігу починається легневим стовбуром, який на виході з правого шлуночка поділяється на дві л е г е н е в і артерії (праву та ліву), що несуть кров до легенів. У легенях артерії розгалужуються на артеріоли, передкапіляри і капіляри, які обплітають легеневі міхурці. Тут кров звільняється від вуглекислоти і насичується киснем. Окислена кров набуває яскраво-червоного кольору і стає артеріальною. Артеріальна кров надходить із капілярів у венули та вени, які, злившись у чотири легеневі вени, впадають у ліве передсердя.

У лівому передсерді закінчується мале коло кровообігу. Кров із передсердя через отвір між ним і шлуночком (передсердно-шлуночковий отвір) переходить до лівого шлуночка, де починається велике коло кровообігу.

Артеріальний тиск і способи його вимірювання. Рух крові в судинах зумовлений ритмічною роботою серця, його нагнітаючою функцією. Крім цього, до ряду численних допоміжних факторів кровообігу, які сприяють рухові крові по венах і наповненню серця кров'ю, слід віднести присмоктуючу дію грудної клітки (під час вдиху тиск у грудній порожнині стає негативним), скорочення скелетних м'язів (скорочені м'язи здавлюють вени і проштовхують кров в одному напрямку – до серця), наявність клапанів у венах за течією крові, неперервність течії крові тощо.

Найбільший тиск крові визначається на початку кола кровообігу, найменший – в кінці його. В аорті він досягає 20 кПа (150 мм рт. ст.), в артеріях середнього калібру, наприклад у плечовій, – близько 16 кПа (120 мм рт. ст.), у капілярах – 2,7 кПа (20 мм рт. см), у венулах – ще менший, а в найбільших венах тиск менший за атмосферний, тобто негативний.

Циркулююча в судинах кров чинить на їх стінки певний тиск. Величина тиску обумовлена двома причинами: по-перше, силою, з якою кров виштовхується під час систоли; по-друге, опором стінок кровоносних судин, який переборює кров під час свого руху. Тому артеріальний тиск під час систоли вищий, ніж під час діастоли.

Розрізняють максимальний, або систолічний, і мінімальний, або діастолічний, артеріальний тиск. Різниця між максимальним і мінімальним артеріальним тиском називається пульсовим тиском. Нормальний артеріальний тиск, який вимірюється у плечовій артерії у людей середнього віку (20–40 років), такий: систолічний – 14,7–17,3 кПа (110–130 мм рт. ст.), діастолічний – 7,8–10,7 кПа (60–80 мм рт. ст.), пульсовий – 4,7–7,3 кПа (35–55 мм рт. ст.).

Підвищення артеріального тиску називається гіпертензією, зниження – гіпотензією.

Артеріальний пульс і його дослідження. Артеріальний пульс – ритмічні коливання стінки артерії, спричинені підвищенням тиску в період систоли. За нормою кількість пульсових хвиль відповідає кількості скорочень серця. У стані спокою частота пульсу дорослої людини становить 60–80 в 1 хвилину.

Найпростішим методом визначення артеріального пульсу є його прощупування (пальпація).

Лімфатична система

Лімфатичну систему утворюють лімфатичні капіляри, лімфатичні судини, лімфатичні стовбури, лімфатичні регіональні вузли, лімфатичні протоки та лімфатичні органи. Всі ланки лімфатичної системи пов'язані між собою, в них відбувається процес лімфоутворення і лімфовідтоку.

Лімфатичні капіляри починаються замкнутими петлями у тканинах або у вигляді пальцеподібних трубочок, що побудовані з ендотеліальних клітин. Вони щільно прилягають до навколишніх тканин і утворюють численні сітки різної форми та структури. В органах, у місцях злиття капілярів, починаються лімфатичні судини. Лімфатичні судини в середині органів зливаються, досягають регіональних лімфатичних вузлів, що називаються позаорганими лімфатичними судинами. Останні об'єднуються в лімфатичні стовбури, з яких формуються лімфатичні протоки. Найбільші серед них права лімфатична та грудна протоки.

Грудна п р о т о к а утворилась шляхом злиття правого та лівого поперекових стовбурів. Внаслідок об'єднання стовбури утворюють розширення, яке називається збирачем лімфи (цистерна). Із черевної порожнини протока через аортальний отвір діафрагми піднімається у грудну порожнину, переходить на лівий бік ззаду стравоходу та аорти, виходить на шию і впадає в ліву внутрішню яремну вену або в ліву підключичну вену, або в місце їх злиття (лівий венозний кут). Грудною протокою лімфа надходить у спільний кровообіг від нижніх кінцівок, органів малого таза і черевної порожнини, лівої половини грудної клітки (через бронхосередньостінний стовбур), пояса лівої верхньої кінцівки (через підключичний стовбур), лівої половини голови та шиї (через яремний стовбур).

Права лімфатична п р о т о к а коротка (10–12 мм), знаходиться на ділянці шиї праворуч, утворена внаслідок злиття правого бронхосередньостінного, правого підключичного та правого яремного стовбурів. Протокою лімфа відтікає від органів і стінок правої половини грудної клітки, правого пояса верхньої кінцівки, правої половини голови та шиї. Права лімфатична протока впадає у праву підключичну вену або у праву внутрішню яремну вену, або в місце їх злиття. Іноді лімфатичні стовбури не утворюють правої лімфатичної протоки і впадають у венозне русло незалежно один від одного.

До лімфатичної системи належать численні лімфатичні вузли, кістковий мозок і загрудинна залоза, гемо-лімфатичні вузли, розмі-

щені біля хребтового стовпа, пульпа селезінки, утворення лімфоїдної тканини (в червоподібному відростку, мигдаликах).

Лімфатичні вузли розміщені у вигляді ланцюжка за ходом лімфатичних судин; часто групами у відповідних ділянках тіла. Ті з них, які зустрічаються першими на шляху лімфатичних судин, що несуть лімфу від окремих ділянок (регіонів) тіла або органа, називаються регіональними. Регіональні лімфатичні вузли у великій кількості розміщені в підщелепній ділянці, пахвовій ямці, передньому і задньому середостінні, на місці поділу трахеї на бронхи, у брижі тонкої кишки, в пахвинній ділянці, в підколінній ямці тощо.

У лімфатичних вузлах розмножуються молоді лімфоцити. Лімфа у вузлах очищується від мікроорганізмів, токсичних речовин тощо. Лімфатичні вузли вважаються біологічними фільтрами: в них затримуються пухлинні клітини, сторонні часточки. При запальних процесах в організмі в плазматичних клітинах вузлів виробляються антитіла.

Лімфа – це безбарвна прозора рідина, яка відрізняється від плазми крові меншим вмістом білка. Вона утворюється (загальною кількістю 1–2 л) з води і розчинених у плазмі крові речовин (неорганічних сполук, глюкози, кисню), які потрапили сюди через стінку кровоносних капілярів у тканини, а з тканин – у лімфатичні капіляри. У лімфі, як правило, немає еритроцитів, а є невелика кількість гранулоцитів. При пошкодженні кровоносних капілярів (дії іонізуючого опромінення) у лімфі може з'являтися значна кількість еритро- і гранулоцитів. У лімфі грудної протоки є велика кількість лімфоцитів, оскільки вони утворюються в лімфатичних вузлах і з током лімфи переносяться у кров.

5.3 Дихальна система. Дихання

Дихальна система складається з органів дихання (порожнини носа, гортані, трахеї, бронхів), які служать для проведення вдихуваного і видихуваного повітря, і легенів, у паренхімі яких відбувається газообмін між повітрям, що знаходиться в альвеолах, і кров'ю. Стінки дихальних шляхів побудовані з кісткової та хрящової тканин, завдяки яким вони не спадаються і повітря вільно циркулює при вдиху і видиху. Зсередини дихальні шляхи вкриті слизовою оболонкою з в'їчастим епітелієм. У слизовій оболонці розміщені дрібні слизові залози, секрет яких зволожує її, обволікає і виділяє пилинки та мікроорганізми, які надходять з повітрям. Значна роль в очищенні ди-

хальних шляхів від пилу і мікроорганізмів належить війкам епітелію, коливання яких також сприяє вигнанню пилу.

Дихання є сукупністю процесів, що забезпечують споживання організмом кисню і виділення вуглекислого газу. Воно складається з таких процесів:

1) обміну газів між атмосферним повітрям і кров'ю (зовнішнє дихання, або вентиляція легенів);

2) обміну газів у легенях (між альвеолярним повітрям і кров'ю капілярів малого кола кровообігу);

3) перенесення газів кров'ю;

4) обміну газів у тканинах—між кров'ю капілярів великого кола кровообігу і клітинами тканин (внутрішнє, або тканинне, дихання).

Порожнина носа (*cavum nasi*) є початковим відділом дихальної системи. Порожнина носа обмежена кістками черепа, розділена перегородкою носа на дві симетричні половини, які сполучаються ззаду з порожниною глотки за допомогою хоан, а спереду — з атмосферою через зовнішній ніс — за допомогою ніздрів. У кожній половині порожнини носа носові раковини утворюють три носових ходи — нижній, середній та верхній. Повітря, що проходить через ці ходи, підігрівається, зволожується і очищається від сторонніх домішок. Ця частина порожнини носа називається дихальною. У слизовій оболонці на рівні верхніх носових раковин розміщені нюхові клітини, які являють собою периферійний кінець нюхового аналізатора, що сприймає запахи. Ось чому ця частина порожнини носа називається нюховою ділянкою.

Порожнина носа сполучається з приносковими пазухами, які пристосовані для вентиляції повітря. У верхній носовий хід відкриваються клиноподібна пазуха і задні комірочки решітчастого лабіринту, у середній — верхньощелепна та лобова пазухи, а також комірочки решітчастого лабіринту (передні та середні), а в нижній — носослизний канал, за допомогою якого слізний мішок сполучається з порожниною носа. Пазухи вистелені тонкою слизовою оболонкою, яка є продовженням слизової оболонки порожнини носа і має невелику кількість слизових залоз.

Слизова оболонка порожнини носа грубіша, ніж слизова оболонка приноскових пазух. У ній розміщені численні венозні судини, які на нижній та середній носових раковинах утворюють густі сплетіння, що можуть набухати і при пошкодженні бути джерелом носових кровотеч.

Запалення слизової оболонки порожнини носа називається ринітом (від грец. rhinos – ніс).

Із порожнини носа вдихуване повітря через хоани потрапляє у носову частину глотки, потім—у ротову частину глотки і гортань. Порожнина носа і носова частина глотки називаються верхніми дихальними шляхами.

Гортань (larynx) розташована у передній ділянці шиї, нижче під'язикової кістки. З боків до гортані прилягають щитоподібна залоза, великі кровоносні судини шиї, ззаду – глотка. Скелет гортані формують хрящі (щито- і перснеподібний, черпакуваті, ріжкуваті та клиноподібні), з'єднані між собою суглобами, зв'язками та м'язами. У верхньому відділі гортані розміщений надгортанник (epiglottis), який оберігає дихальні шляхи від потрапляння їжі при ковтанні (закриває вхід до гортані).

Основними функціями гортані є проведення повітря у трахею і звукоутворення. У просвіті гортані (в її середньому відділі), на бокових стінках, слизова оболонка утворює дві парні складки: присінка (верхні) і голосові (нижні). У товщі останніх знаходяться дві голосові зв'язки (права і ліва), які утворюють голосову щілину. При скороченні м'язів гортані голосова щілина або звужується, або розширюється, а голосові зв'язки натягуються або розслаблюються. Звук виникає внаслідок коливних рухів голосових зв'язок у тісній взаємодії з голосовими м'язами, які активно скорочуються під дією нервових імпульсів, що надходять з центральної нервової системи. Крім голосових зв'язок, у звукоутворенні беруть участь язик, губи, щоки, порожнина носа, резонатори (глотка та порожнина рота).

Нижче VI шийного хребця гортань переходить у трахею.

Трахея (trachea) – це трубка завдовжки 12 см (у жінок 9–10 см), основу якої складають 18–20 хрящових напівкілець, відкритих ззаду з боку стравоходу. Така будова трахеї сприяє вільному проходженню їжі по стравоходу, активному руху трахеї при диханні, кашлі. Розрізняють шийну і грудну частини трахеї.

На рівні IV–V грудних хребців трахея розгалужується на два бронхи – правий і лівий. Місце поділу трахеї на бронхи називається біфуркацією трахеї. Тут розташована значна кількість регіональних лімфатичних вузлів.

Бронхи. Лівий та правий бронхи є головними. Вони входять у ворота відповідної легені, де розподіляються на часткові бронхи. Часткові бронхи в легенях віддають дрібніші сегментарні бронхи, які, у свою чергу, дихотомічно (кожний на два) розділяються (до 18-

го порядку) до часточкових бронхів (діаметр до 1 мм) і закінчуються кінцевими бронхіолами (0,3–0,5 мм в діаметрі).

Вся система розгалуження бронхів, починаючи від головних і закінчуючи кінцевими бронхіолами, називається бронхіальним деревом.

Легені (pneumon, pulmones) – це органи дихання, які займають майже всю грудну клітку, за винятком її середньої частини – середостіння. У кожній легені розрізняють основу, верхівку і три поверхні: діафрагмальну, реберну і медіальну. Основа легені спрямована донизу і своєю поверхнею прилягає до діафрагми (діафрагмальна поверхня). Медіальна поверхня угнута, повторює відбиток перикарда і поділяється на медіастінальну частину, обернену до середостіння, і хребтову, обернену до хребтового стовпа. На медіальній поверхні легені розташовані ворота легені, через які входять головні бронхи, легенева артерія, що несе венозну кров, і нерви, які іннервують легені та бронхи.

Із воріт легенів виходять дві легеневі вени, що несуть до серця артеріальну кров, і лімфатичні судини. Всі перераховані анатомічні утворення разом з навколишньою сполучною тканиною складають корінь легенів.

Кожна легеня борознами поділяється на частки. Права легеня має три частки (верхню, середню і нижню), ліва – дві (верхню та нижню), кожна з часток складається із бронхолегеневих сегментів. У кожній легені нараховується по 10 бронхолегеневих сегментів. Бронхолегеневий сегмент – ділянка легені, що відповідає первинній гілочці часткового бронха і супроводжуючій його сегментарній гілці легеневої артерії. Він відокремлений від інших сегментів перегородками зі сполучної тканини, в яких проходять сегментарні вени.

Кінцеві бронхіоли, що дихотомічно розгалужуються, дають початок дихальним бронхіолам, на стінках яких містяться легеневі міхурці, або **альвеоли**. Від кожної дихальної бронхіоли відходять альвеолярні ходи, які закінчуються сліпими альвеолярними мішечками. При мікроскопії відповідно обробленого шматочка тканини легені дихальні бронхіоли, альвеолярні ходи й альвеолярні мішечки з альвеолами нагадують виноградне гроно (acinus), що дало привід ці утворення називати *ацинусом* – основна структурно-функціональна одиниця легенів. У них відбувається обмін газів між альвеолярними повітрям і кров'ю, що знаходиться в капілярах.

Альвеолярні ходи та мішечки, що відносяться до однієї дихальної бронхіоли останнього порядку, становлять первинну часточку. Їх в ацинусі близько 16. Дихальні бронхіоли, альвеолярні ходи та альвеолярні ходи з мішечками утворюють єдине альвеолярне дерево, або дихальну паренхіму легені. Із сукупності ацинусів складаються часточки, із часточок – сегменти, із сегментів – частки, а із часток – ціла легеня.

Плевра (pleura). Серозна оболонка легені називається плеврою. В ній розрізняють два листки: легеневий та пристінковий. Вісцеральна (легенева) плевра щільно покриває з усіх боків саму легеню. Біля воріт легені вона переходить у парієтальну (пристінкову) плевру, яка являє собою зовнішній листок серозного мішка легені.

У парієтальній плеврі умовно розрізняють три відділи: реберну, діафрагмальну і середостінну плевру. Парієтальна плевра бере участь у формуванні закутків плеври: двох (правого та лівого), розташованих між стінками грудної клітки і діафрагмою, реберно-діафрагмальних та одного непарного – реберно-середостінного. Закутки є запасним простором, куди легені входять під час глибокого вдиху.

Між легеневим і пристінковим листками плеври утворюється щілина плеври, яка вміщує близько 2 мл серозної рідини, що зволожує поверхні плеври, обернені одна до одної, і цим зменшує тертя між ними під час дихальних рухів. Права та ліва щілини плеври між собою не сполучаються. Повітря в щілині плеври немає, тиск – негативний – нижче атмосферного на 0,8–1,2 кПа (6–9 мм рт. ст.). Тиск у середині легенів дорівнює атмосферному, що забезпечує нормальну функцію легенів: вони не відходять від стінок грудної клітки при вдиху і розтягуються при збільшенні об'єму грудної клітки. Негативний внутрішньоплевральний тиск сприяє збільшенню дихальної поверхні легенів при вдиху, поверненню крові до серця і, таким чином, покращенню кровообігу і лімфовідтоку.

При захворюваннях і пошкодженнях у щілину плеври може потрапляти повітря, скупчуватись у ній рідина (ексудат), які розсувають листки плеври і утворюють порожнину плеври. Якщо в порожнину проникає інфекція, розвиваються запальні процеси (наприклад, плеврит – запалення плеври). Наявність у щілині плеври повітря зумовлює стискання легені і розвиток пневмотораксу, крові – розвиток гемотораксу (haema – кров), гною – піотораксу (pyos – гнійний).

Пневмоторакс. При розтині грудної клітки, наприклад при пораненнях або внутрішньогрудних операціях, з пошкодженням плеври повітря проникає в щілину плеври (порушується її герметичність) і легеня спадає. При цьому порушується не лише зовнішнє дихання, а й рефлекторна регуляція внутрішніх органів, яка спричиняє кисневе голодування тканин і, в першу чергу, головного мозку. Це супроводжується важкими ускладненнями, які часто призводять до смерті. Якщо ж разом із повітрям в щілину плеври витікає кров і виникає нагноєння, розвивається *пневмогемопіоторакс*.

Середостіння (*mediastinum*) – комплекс закутаних клітковиною органів, що розміщені у грудній порожнині між листками плеври. Воно обмежене справа і зліва листками середостінної плеври (плевральними мішками), спереду – грудиною з реберними хрящами, ззаду – тілами грудних хребців і головками ребер, знизу – діафрагмою, зверху – верхньою апертурою грудної клітки. Фронтальною площиною, що проходить ззаду трахеї, середостіння умовно розділяється на переднє і заднє. В передньому середостінні розміщуються серце з перикардом, висхідна частина та дуга аорти, верхня порожниста вена, легеневі вени і артерії, трахея, лімфатичні вузли, загрудинна залоза, діафрагмальні нерви; в задньому – стравохід, низхідна частина аорти, грудна протока, непарна і напівнепарна вени, блукаючі нерви, лімфатичні вузли.

Дихальний цикл складається із фаз вдиху і видиху, що ритмічно повторюються. Надходження атмосферного повітря при вдиху (інспірації) і видалення його при видиху (експірації) відбуваються внаслідок зміни об'єму грудної порожнини за рахунок скорочення і розслаблення дихальних м'язів. Тиск у легенях при вдиху знижується (він стає на 0,26 кПа (2 мм рт. ст.) нижчим від атмосферного) – повітря проходить у легеневі альвеоли. Видих може відбуватись пасивно при розслабленні дихальних м'язів за рахунок еластичної енергії, яка нагромаджується легеневою тканиною при вдиху. При цьому зменшуються розміри грудної клітки, тиск у легенях підвищується на 0,40–0,53 кПа (3–4 мм рт. ст.). Проте видих може бути активним при скороченні експіраторних м'язів.

Доросла людина у стані спокою здійснює 16–20 дихальних рухів за 1 хв. Співвідношення частоти дихання і серцевих скорочень дорівнює 1 : 4–1 : 5. При захворюваннях частота та глибина дихання змінюються.

Легеневі об'єми. Життєва ємкість легенів (ЖЄЛ) – це максимальний об'єм повітря, який людина може видихнути після одного ма-

ксимального вдиху. Середня величина життєвої ємкості легенів дорівнює 4000 мл. Вона складається із дихального об'єму, резервного об'єму вдиху і резервного об'єму видиху. За умов спокійного дихання доросла людина вдихає і видихає близько 500 мл повітря. Цей об'єм повітря називається дихальним. Якщо після спокійного вдиху зробити глибокий вдих, то в легені додатково надійде близько 1500–2000 мл повітря (додатковий, або резервний, об'єм вдиху). Після спокійного видиху людина здатна видихнути ще близько 1500 мл повітря. Цей об'єм повітря називається резервним об'ємом видиху. Сума зазначених об'ємів становить життєву ємкість легенів: $500+2000+1500 = 4000$ мл. Однак і після максимального глибокого видиху в легенях залишається ще значний об'єм повітря, близько 1200 мл, який називається залишковим об'ємом. Це повітря затримується в «повітряних пастках», які утворюються тому, що частина бронхіол спадається раніше, ніж альвеоли. Тому легені дорослих людей і дітей, що дихали після народження, не тонуть, якщо їх занурити у воду.

Сума значень ЖЄЛ і залишкового об'єму становить загальну ємкість легенів, яка дорівнює 5200 мл.

Дихальний об'єм – кількісне відображення глибини дихання. В газообміні бере участь лише та частина повітря, яка знаходиться в альвеолах. Повітря, що знаходиться в повітроносних шляхах (гортані, трахеї, бронхах, порожнині носа), участі в диханні не бере. Простір цих шляхів називається мертвим. Об'єм анатомічного мертвого простору в середньому дорівнює 150 мл, або $\frac{7}{3}$ дихального об'єму при спокійному диханні.

Дихальні об'єми легенів залежать від тренування, віку, статі, визначаються за допомогою спірометра. Вентиляція легенів визначається об'ємом вдихуваного або видихуваного повітря за одиницю часу. Звичайно вимірюють хвилинний об'єм дихання (ХОД), значення якого при спокійному диханні дорівнює 6–9 л. ХОД дорівнює добутку дихального об'єму на частоту дихання.

Захисні дихальні рефлекси. При подразненні рецепторів слизової оболонки порожнини носа, гортані, трахеї та бронхів пилом, слизом або іншими подразниками спостерігаються чхання і кашель – захисні рефлекси, що перешкоджають попаданню різних речовин у дихальні шляхи або допомагають їх виділенню.

Кашель – це короткий глибокий видих – кашльовий поштовх, чхання – глибокий вдих, який змінюється різким коротким видихом. Центри кашлю і чхання знаходяться в довгастому мозку.

Регуляція дихання

Дихальний центр. Дихання регулюється дихальним центром, що міститься в довгастому мозку на дні IV шлуночка в ділянці ретикулярної формації. Це парне, симетричне утворення, в половинях якого знаходяться по два скупчення дихальних нейронів – дорзальні та вентральні дихальні ядра. В дорзальному дихальному ядрі містяться переважно інспіраторні нейрони, відростки яких направляються переважно до діафрагмальних ядер шийних сегментів спинного мозку. Більшість нейронів вентрального дихального ядра посилають відростки до спинномозкових ядер дихальних м'язів, в основному міжреберних і м'язів живота. Дихальні нейрони зустрічаються й поза дихальними ядрами – в ретикулярній формації довгастого мозку та мосту. Таким чином, дихальний центр має складну нейронну структуру.

Збудження дихального центру виникає ритмічно. Імпульси йдуть до спинномозкових ядер дихальних м'язів, а від них до дихальних м'язів діафрагми, міжреберних м'язів і викликають їх скорочення. В центральну нервову систему нервові імпульси поступають через блукаючі нерви.

Нормальне чергування фаз дихального циклу контролюється дихальними нейронами, які закладені в ділянці моста (варолієвого). Кора великого мозку здійснює гальмівні впливи на діяльність дихального центру.

Активність нейронів дихального центру тісно пов'язана з рефлекторними впливами, що виникають при збудженні різних зовнішніх і внутрішніх рецепторів, змінах хімічного складу крові, напруженнях газів у ній тощо. Специфічним подразником дихального центру є вуглекислота. Ця її властивість використовується у практичній медицині при послабленні дихання, викликаному різними причинами. Збудження або пригнічення дихання можна досягнути за допомогою фармакологічних засобів.

5.4 Травна система. Травлення

Травна система – це комплекс органів, які забезпечують надходження в організм і перетворення їжі та води в ньому на прості хімічні сполуки, які здатні засвоюватись або виводитись, використовуватись клітинами організму як пластичний та енергетичний матеріал.

Травний канал людини має довжину 8–10 м і складається з таких відділів і органів: порожнини рота, глотки, стравоходу, шлунка, тонкої та товстої кишок.

Порожнина рота (cavum oris) – початковий відділ травного каналу, його вхідні ворота. У ній розрізняють присінок (простір між губами і щоками ззовні (спереду і з боків), зубами та яснами зсередини) і власне порожнину рота – простір від зубів спереду до входу в глотку ззаду. Зверху порожнина рота обмежена твердим піднебінням і передньою частиною м'якого; дно утворене діафрагмою рота (м'язами) і зайняте язиком. Отвір, що з'єднує порожнину рота із глоткою, називається зівом. З боків він обмежений піднебінними дужками, між якими розміщуються піднебінні мигдалики – найбільш значне скупчення лімфоїдної тканини. Піднебінним мигдаликам належить захисна функція в боротьбі з патогенними мікроорганізмами, шкідливою дією факторів навколишнього середовища. При деяких захворюваннях (ангіні, скарлатині, променевої хвороби та ін.) у ділянці піднебінних мигдаликів спостерігаються явища, які свідчать про реакцію організму на ту чи іншу дію.

Зуби (dentes) – окостенілі сосочки слизової оболонки, які служать для захоплення, відкушування і пережовування їжі. Кожен зуб має коронку, яка виступає в ротову порожнину, шийку, охоплену яснами, та корінь, який утримується в зубній альвеолі щелепи і закінчується верхівкою. Зубні корені оточені альвеолярним окістям – періодонтом, багатим кровоносними судинами. Зуб, періодонт, стінки зубних альвеол і ясна становлять зубний орган.

Зуб складається із видозміненої кісткової тканини – дентину, який на коронці покритий емаллю, а в ділянці шийки і кореня – цементом. На верхівці кореня зуба є отвір для судин і нервів. Порожнина, що міститься в середині зуба, заповнена зубним м'якушем – пульпою, яка складається зі сполучної тканини, судин і нервів.

Зуби ростуть двічі: спочатку 20 молочних, а потім 32 постійних зуба. Кожен зубний ряд має по 16 зубів у вигляді зубної дуги. На кожній половині зубної дуги є два різці, ікло, 2 малих і 3 великих кутніх зуба. Треті великі кутні зуби називаються зубами мудрості. Як правило, молочні зуби прорізуються в певному порядку та часі, але не виключні й індивідуальні показники. Так, першими (в 6–9 міс.) починають прорізуватися медіальні різці, в 9–12 міс. – латеральні різці, 12–15 міс. – перші кутні, 17–20 міс. – ікла, 21–24 міс. – другі нижні кутні, 24–33 міс. – верхні кутні. При отруєнні організму токсичними речовинами, запаленні періодонта, авітамінозах сполучнотканинні волокна, що утримують зуби, руйнуються і зуби випадають.

Язик (lingua) складається із посмугованої м'язової тканини, покритої слизовою оболонкою. В ньому розрізняють верхівку, тіло та корінь. Випукла поверхня язика називається спинкою. На спинці

язика слизова оболонка утворює випини – сосочки, в яких залягають нервові рецептори загальної та смакової чутливості, що сприймають фізико-хімічні властивості їжі.

Язик бере участь в акті жування, ковтанні, а разом із зубами та губами – у формуванні членоподільних звуків (мови).

У порожнину рота відкриваються протоки великих слинних залоз (привушних, піднижньощелепних і під'язикових), які виробляють слину. Малі слинні залози знаходяться у слизовій оболонці губ, щік, твердого та м'якого піднебіння, язика.

Глотка (pharynx) – це частина травного каналу, в якій з'єднуються порожнина рота і носа, з одного боку, стравохід і гортань – із другого. Внутрішній простір глотки становить її порожнину. У глотці розрізняють носову, ротову та гортанну частини. У ділянці носової частини глотки розміщуються глоточна миндалина, а між глоточним отвором слухової труби і м'яким піднебінням – дві трубні миндалини, які складаються із лімфоїдної тканини. У них формуються лімфоцити, макрофаги (моноцити, що мігрували у тканини) та імунні антитіла, які виконують бар'єрну функцію організму.

Функції глотки полягають у проведенні їжі з порожнини рота у стравохід і повітря із порожнини носа в гортань.

Ковтання – складний рефлекторний акт узгодженої діяльності м'язів щелепного апарату, глотки, м'якого піднебіння і стравоходу. Центр його знаходиться в довгастому мозку на дні IV шлуночка. Виникає він мимовільно і автоматично, як тільки харчовий комок досягає входу в глотку. При цьому виникає збудження м'якого піднебіння і особливо піднебінного язичка (середньої частини м'якого піднебіння), який є своєрідним рецепторним органом. Акт ковтання поділяється на три фази: ротову (довільну); глоточну (швидку мимовільну); стравохідну (повільну мимовільну).

Під час акту ковтання гальмується акт вдиху, дихальні шляхи відділяються від травних надгортанним хрящем і м'яким піднебінням. По глотці харчовий комок проштовхується послідовними скороченнями м'язів, які звужують просвіт глотки, у стравохід.

Стравохід (esophageus) – м'язо-слизова довга трубка між глоткою і шлунком, по якій їжа проходить у шлунок. Починається стравохід на рівні VI шийного хребця, закінчується на рівні XI грудного хребця, під діафрагмою. В ньому розрізняють три частини: шийну, грудну та черевну. Грудна частина стравоходу розміщується в задньому середостінні. По всій довжині стравохід має три фізіологічних звуження: перше – на початку його, друге – на рівні біфуркації тра-

хеї, третє – на місці проходження стравоходу через діафрагму (найбільше звуження). У звужених місцях стравоходу нерідко затримуються випадково проковтнуті сторонні предмети, погано пережована їжа і токсичні речовини (алкоголь, кислоти, луги та ін.), які викликають найбільші зміни.

Довжина стравоходу становить 23–25 см, загальна довжина шляху від передніх зубів до входу в шлунок – 40–42 см.

Інші відділи травного каналу, які починаються зі шлунку разом з його великими залозами (печінкою, підшлунковою залозою), розташовані в черевній порожнині.

Черевна порожнина – простір, відокремлений зверху від грудної порожнини діафрагмою. Попереду і з боків черевну порожнину утворюють м'язи стінок живота, а також частково ребра і крила клубових кісток, позаду – поперекова частина хребтового стовпа разом із квадратними м'язами попереку, знизу стінки великого та малого таза. Стінки черевної порожнини вистеляє серозна оболонка, яка покриває її органи і називається очеревиною (peritoneum).

Шлунок (gaster, ventriculus) – розширена частина травного каналу, де збирається їжа і відбувається підготовка її до травлення. Шлунок розташований на верхньому поверсі черевної порожнини – лівому підребер'ї та надчерев'ї. Більша його частина знаходиться зліва від серединної лінії, менша – справа.

У шлунку розрізняють кардіальну частину, розміщену на місці входження стравоходу у шлунок, дно (найвищу частину шлунка), тіло (середню його частину) і пілоричну частину, яка переходить у дванадцятипалу кишку.

Верхній край шлунка, що обернений догори і вправо, називається малою кривиною, нижній (випуклий) – великою кривиною, яка обернена донизу і ліворуч.

Довжина шлунка – 21–25 см, об'єм – від 1 до 3 л. Форма та розміри шлунка змінюються відповідно до будови тіла, його моторної функції та кількості спожитої їжі (його наповнення).

Найчастіше шлунок має форму рога, реторти або груші.

Стінка шлунка складається з трьох оболонок (зовні до середини): серозної з підсерозною основою, м'язової, слизової з підслизовою основою. Слизова оболонка шлунка має три типи залозних клітин: кардіальні, шлункові, або власні, і пілоричні. Секрет цих залоз називається шлунковим соком. М'язова оболонка шлунка складається з трьох шарів непосмугованих м'язових волокон: поздовжнього, циркулярного та внутрішнього.

На місці переходу шлунка у дванадцятипалу кишку циркулярно розміщені м'язи утворюють потовщення, або м'яз-стискач воротаря (лат. pyloris) – пілорус; слизова оболонка в межах пілоруса утворює кругову складку–пілоричну заслінку, яка обмежує пілоричний отвір. Пілорус разом із заслінкою утворюють спеціальне пристосування, яке регулює перехід їжі зі шлунка у дванадцятипалу кишку і запобігає зворотному її надходженню із дванадцятипалої кишки у шлунок.

Серозна оболонка покриває шлунок з усіх боків, переходить зі шлунка на сусідні органи (печінку, нирки, дванадцятипалу кишку) і формує малий та великий сальники.

Запалення слизової оболонки шлунка називається гастритом.

Тонка кишка (intestinum tenue) – відділ травного каналу завдовжки 2,8–4 м, який починається від виходу зі шлунка і впадає в товсту кишку.

В тонкій кишці відбувається кінцеве розщеплювання харчових речовин на продукти, здатні всмоктуватись і надходити у кровоносні та лімфатичні судини. У ній розрізняють три відділи: дванадцятипалу (duodenum), порожню (jejunum) та клубову (ileum) кишки. Чіткої межі між порожньою і клубовою кишками немає.

Дванадцятипала кишка починається від пілоруса на рівні I поперекового хребця і через 25–30 см переходить у порожню кишку. Кишка має форму підкови. Своєю внутрішньою поверхнею дванадцятипала кишка зрощується з головкою підшлункової залози, задньою – із задньою стінкою живота. У дванадцятипалій кишці розрізняють верхню, низхідну, горизонтальну та висхідну частини.

Біля дванадцятипалої кишки, крім підшлункової залози, розміщені печінка, жовчний міхур, загальна жовчна протока та інші органи черевної порожнини. Тому запальні процеси, що розпочинаються в одному органі, легко поширюються на інші. Існують випадки, коли виразки дванадцятипалої кишки перфоруєть (проривають) жовчний міхур і викликають тяжкі ускладнення.

У дванадцятипалу кишку відкриваються загальна жовчна протока і протока підшлункової залози.

Порожня і клубова кишки заповнюють середній та нижній поверхні черевної порожнини. Характерною особливістю тонкої кишки є те, що її слизова оболонка містить колові складки, кишкові ворсинки та лімфатичні фолікули. У слизовій оболонці брижової частини тонкої кишки розміщені кишкові залози, які виділяють специфічний кишковий сік.

Кишкова ворсинка становить собою пальцеподібний відросток слизової оболонки завдовжки близько 1 мм, утворений одношаровим епітелієм і сполучною тканиною з домішкою непосмугованих м'язових клітин.

В центральній частині ворсинки розміщена центральна лімфатична судина. Під епітеліальним шаром проходять кровоносні судини та нервові волокна. Завдяки численним кишковим ворсинкам слизова оболонка тонкої кишки здається матово-бархатистою. Функція ворсинок— всмоктування поживних речовин, які зазнали змін під впливом дії жовчі, підшлункового та кишкового соків. У правій клубовій ямці на місці впадання тонкої кишки в товсту знаходиться клубово-сліпо-кишковий клапан, який перешкоджає зворотному надходженню вмісту товстої кишки в тонку.

Товста кишка (*intestinum crassum*) — кінцевий відділ травного каналу; починається у правій клубовій ямці від кінця тонкої кишки і закінчується відхідником. У ній розрізняють такі частини: сліпу кишку (*caecum*) з червоподібним відростком (*appendix vermiformis*), висхідну ободову кишку (*colon ascendens*), поперечну ободову кишку (*colon transversum*), низхідну ободову кишку (*colon descendens*), сигмоподібну ободову кишку (*colon sigmoideum*) і пряму кишку (*rectum*).

Довжина товстої кишки— 1–1,5 м. У товстій кишці процес всмоктування порівняно з тонкою послаблюється, і відбувається всмоктування води та мінеральних речовин, формування з нерозщеплених залишків їжі калових мас. У калі міститься значна частина мікроорганізмів (до 30–50% його об'єму), які відіграють важливу роль у життєдіяльності організму. Склад калу залежить від якості та складу споживаної їжі, ступеня її розщеплення і всмоктування поживних речовин. При деяких захворюваннях характер калових мас змінюється, вони набувають характерного вигляду, що має певне діагностичне значення.

Слизова оболонка товстої кишки, на відміну від тонкої, ворсинок не має, а утворює складки півмісяцевої форми. Вони розбиваються на окремі відрізки і складаються не лише зі слизового, а й з інших шарів стінки. М'язова оболонка товстої кишки складається з двох шарів: внутрішнього — колового і зовнішнього — поздовжнього. Поздовжній м'язовий шар розміщується у вигляді трьох стрічок, круговий є суцільним звужуючим, що сприяє проштовхуванню калових мас. Між півмісяцевими складками утворюються випини — гаустри. У прямій кишці коловий шар формує мимовільний внутрі-

шній м'яз – стискач відхідника з непосмугованої м'язової тканини. Зовнішній м'яз – стискач відхідника має коловий шар посмугованих м'язових волокон і перебуває під контролем свідомості людини.

Великі травні залози

Травні залози розподіляються на дрібні та великі. Дрібні знаходяться у слизовій оболонці травного каналу, великі – поблизу нього. До них відносяться підшлункова залоза, печінка, слинні залози.

Печінка (hepar) – найбільша залоза тіла людини. Маса її досягає 1,5 кг. Печінка розміщується у правому підребер'ї. Своєю верхньою діафрагмальною поверхнею вона прилягає до діафрагми. Спереду печінка сплющена і прилягає до передньої стінки живота. Задній край її тупий, повернений до задньої стінки живота і хребта. Нижня поверхня печінки прилягає до шлунка, поперечної ободової і дванадцятипалої кишок, жовчного міхура. Ця поверхня печінки називається вісцеральною. На ній чітко видно борозни і втиснення від внутрішніх органів, що прилягають.

Вісцеральна поверхня печінки двома поздовжніми (правою і лівою) та однією поперечною борознами поділяється на чотири частки: праву, розміщену праворуч від правої поздовжньої борозни; ліву, розміщену ліворуч від лівої поздовжньої борозни; квадратну, обмежену ззаду воротами печінки, а з боків – правою і лівою поздовжніми борознами; хвостату, розміщену між цими борознами, але ззаду від воріт печінки.

У правій поздовжній борозні розміщується жовчний міхур, у лівій – кругла зв'язка печінки, яка являє собою редуковану пупкову вену плода, і венозна зв'язка – облітерована венозна протока. Кругла зв'язка фіксує печінку до передньої стінки живота.

Поперечна борозна називається воротами печінки, через які входять печінкова артерія і ворітна вена із супроводжуваними їх нервами, а виходять загальна печінкова протока та лімфатичні судини.

Жовчний міхур (vesica fellea) має грушовидну форму, розташований в ямці жовчного міхура правої поздовжньої борозни. У ньому розрізняють дно, тіло і шийку, що поступово переходить у жовчну протоку, довжина якої близько 3,5 см. Злиттям міхурової та загальної печінкової проток утворюється загальна жовчна протока (ductus choledochus), яка відкривається на верхівці великого сосочка дванадцятипалої кишки. Жовч виробляється в печінці безперервно. Проте надходження її у дванадцятипалу кишку відбувається порціями згідно рефлексу, що зумовлює травлення. Якщо ж необхідності в жовчі

немає, сфінктер загальної жовчної протоки скорочується і не пускає її в кишку. Внаслідок цього жовч може надходити по міхуровій протоці в жовчний міхур.

Крім вироблення жовчі, печінка виконує й інші найважливіші функції: антитоксичну, пов'язану зі знешкодженням токсичних речовин (індола, фенола тощо), які утворюються у процесі утилізації білків або потрапляють ззовні (наприклад, зв'язування ртуті, міді, свинцю і видалення їх із організму, перетворення аміаку (проміжного продукту білкового обміну) в менш токсичну сечовину, яка добре розчиняється у воді та виводиться із сечею), синтез білків сироватки крові (альбуміну, глобуліну, протромбіну, фібриногену); синтез фосфоліпідів, що належать до складу нервової тканини; перетворення холестерину ліпопротеїдів у жовчні кислоти; перетворення всмоктуваних у кишках вуглеводів у глікоген і нагромадження його в печінці (депо глікогену); участь у білковому, жировому і вуглеводному обміні.

Запалення печінки називається гепатитом, жовчного міхура — холециститом.

Жовчний міхур є резервуаром для жовчі. Місткість його 25–70 см³. Протягом доби у здорової людини виділяється 500–1200 мл жовчі.

Підшлункова залоза (pancreas) розташована позаду шлунка в заочеревинному просторі, біля задньої стінки живота. Одна третина її міститься праворуч від серединної лінії тіла, а дві третини — ліворуч. В ній розрізняють головку з гачкоподібним відростком, тіло та хвіст. Головка підшлункової залози міститься в підковоподібному вигині дванадцятипалої кишки, а хвіст досягає нижньої частини селезінки. Всередині залози від хвоста до головки проходить вивідна протока залози, яка разом із загальною жовчною протокою відкривається у просвіт дванадцятипалої кишки. Через протоку підшлункової залози виділяється травний сік, який містить ферменти, що розщеплюють білки, жири і вуглеводи.

У залозі розрізняють дві частини: екзокринну, яка виконує зовнішньосекреторну функцію, і ендокринну — меншу частину залози, що є мікроскопічними скупченнями залозистої тканини, яку називають панкреатичними острівцями (Лангерганса). В них виробляється інсулін — гормон, що надходить у кров і регулює засвоєння вуглеводів та рівень глюкози у крові.

Травлення і його значення для організму

Травленням називається складний фізіологічний процес, під час якого їжа і наявні в ній харчові речовини, які надійшли у травний канал, зазнають механічних і хімічних перетворень до простих сполук, здатних засвоюватись організмом або виводитись із нього.

Внаслідок механічної обробки їжа подрібнюється, перемішується і розчиняється. Хімічні впливи спрямовані на розщеплення складних органічних сполук (білків, жирів і вуглеводів) до простих, здатних розчинятися, у воді, всмоктуватися у кров і використовуватися клітинами організму.

Вода, мікроелементи та вітаміни надходять в організм у незмінній формі.

Травлення у порожнині рота. У порожнині рота їжа пережовується і подрібнюється зубами. Ретельне пережовування їжі збільшує її контактну площу з ферментами, полегшує подальше травлення і засвоєння поживних речовин. Внаслідок такої обробки формується харчовий клубок, просякнутий слиною. При цьому ферменти (амілаза і мальтаза), що є в слині й активні при слаболужній реакції, здійснюють початкове розщеплення вуглеводів (крохмалю) до глюкози. У слині є й інші ферменти (протеїнази, ліпази, лужна та кисла фосфатази), але активність їх невелика. Муцин, який міститься у слині, робить харчовий клубок слизьким і тим сприяє легшому проходженню його під час ковтання через стравохід у шлунок.

Слиновиділення відбувається рефлекторно, їжа діє як подразник на нервові рецептори слизової оболонки рота, збудження яких передається чутливими доцентровими нервовими волокнами трійчастого, лицевого і язикоглоткового нервів у слиновидільний центр головного мозку, який знаходиться у довгастому мозку і спричиняє відповідні реакції органів травлення – посилене виділення травних соків: слини, соків шлункового, кишкового і підшлункової залози, жовчі. Вигляд і запах їжі, звукові, мовні та інші подразники також викликають рефлекторне слиновиділення. Слині властива бактерицидна дія, яка зумовлена вмістом у ній лизоциму.

Травлення у шлунку. Шлунковий сік складається з води, неорганічних (соляна кислота) і органічних (ферменти, муцин тощо) сполук. Кількість і склад шлункового соку є непостійними, залежать від характеру прийнятої їжі. Виділенню соку сприяють вода, сіль, екстракти овочів, прянощі тощо. Жир гальмує соковиділення. Всмоктування у шлунку виражене слабо. Регуляція функціональної активності залоз шлунка здійснюється нервовим і гуморальним шляхами.

Основними компонентами шлункового соку є пепсиногени, які виділяються головними клітинами шлункових залоз. У шлунковому соку містяться такі ферменти: пепсин, гастриксин, пепсин В, ренін, ліпаза. Середовище у шлунку кисле – рН 5–7.

Ферментативна активність гастриксину є близькою до активності пепсину. Пепсин В розщеплює желатину, яка у великій кількості є у сполучній тканині. Ренін згущує молоко. Під впливом ліпази шлункового соку відбувається гідроліз жирів до гліцерину та жирних кислот.

Ферментів, які розщеплюють вуглеводи, у шлунковому соку немає. Розщеплення вуглеводів тут продовжується в харчовому клубку за рахунок ферментів слини (амілази і мальтази) і порожнинного перетравлювання. Муцин (шлунковий слиз) оберігає слизову оболонку шлунка від самопереварювання, механічних і хімічну впливів тощо.

Соляна кислота підвищує активність ферментів і володіє бактерицидною дією. Бактерицидні властивості шлункового соку зумовлені також непротеолітичним ферментом лізоцимом, який є його складовою частиною. Внаслідок подальшої механічної та хімічної обробки харчові маси у шлунку перетворюються в харчову кашку – хімус. Харчова кашка зі шлунка окремими порціями евакуюється у дванадцятипалу кишку, де в лужному середовищі перетравлюється трьома травними соками: підшлунковим, кишковим і жовчю.

Травлення в кишках. До складу підшлункового соку належать протеолітичні (трипсин, хімотрипсин, еластаза, карбоксипептидаза А і В, калікреїн), амілолітичні (α -амілаза) та ліполітичні (ліпаза і фосфоліпаза А) ферменти.

Трипсин та інші протеолітичні ферменти здійснюють гідроліз нативних білків і їхніх продуктів до низькомолекулярних поліпептидів та амінокислот. α -амілаза розщеплює вуглеводи до глюкози і мальтози, ліпаза розщеплює жири до гліцерину та жирних кислот. Активність її підсилюється за наявності жовчі та іонів кальцію. Фосфоліпаза А діє на продукти розщеплення жирів.

Жовч виконує функції, пов'язані з травленням і виведенням із крові різних речовин. Вона має особисті ферменти (протеази), які беруть участь у розщепленні харчових речовин, підсилює дію ферментів підшлункового соку, емульгує жири і сприяє розчиненню їх у воді, зв'язує пепсин (кислого вмісту шлунку), чим запобігає розпаду трипсину, сприяє знищенню мікроорганізмів, перешкоджає гнильним процесам у кишках.

Кишковий сік виробляється дрібними залозами, які розміщені у слизовій оболонці тонкої кишки. До його складу входять різноманітні пептидази (лейцинаміно-пептидаза, амінопептидаза та ін.), карбогідрази (амілаза, мальтаза, сахараза, лактаза), кисла та лужна фосфатази, ліпаза, катепсин, що завершують кишкове травлення, а також ентерокиназа, яка активує трипсин. Значна частина ферментів не надходить у кишковий сік, а адсорбується на поверхні епітеліальних клітин кишок і здійснює контактне, або пристінкове, травлення.

У просвіті тонкої кишки закінчується переробка харчових речовин на складові частини: білки розщеплюються до амінокислот, жири – до гліцерину і мила, вуглеводи – до глюкози.

У секреті товстої кишки міститься відповідна кількість травних ферментів (ліпаза, амілаза, лужна фосфатаза та ін.), але тут відбувається переважно гниття білків, у якому беруть участь кишкові, молочні та гнильні бактерії. Ці мікроорганізми утворюють корисну мікрофлору кишок. У процесі своєї життєдіяльності вона зумовлює розпад клітковини до моносахаридів, молочної, масляної та янтарної кислот, які наділені бактерицидними властивостями, пригнічують розмноження патогенних мікроорганізмів, синтезують деякі вітаміни (групи В, К тощо), інактивують ферменти і формують калові маси. Гнильні та бродильні процеси супроводжуються утворенням токсичних речовин (індолу, фенолу, скатолу), які в окремих випадках стають причиною виникнення тяжких захворювань, наприклад, загальної інтоксикації організму за недостатньої антитоксичної функції печінки.

Моторна функція товстої кишки забезпечує нагромадження калу та періодичне видалення його з організму. Виділення калових мас через пряму кишку називається дефекацією. Дефекація – акт рефлексорний. Центр дефекації перебуває під контролем головного мозку і розміщений у попереково-крижових сегментах спинного мозку.

Внаслідок травлення складові частини їжі стають доступними до засвоєння організмом і вводяться в нормальний обмін речовин.

Основним місцем всмоктування є тонка кишка, де у процесі еволюції сформувався спеціальний апарат ворсинок і мікроворсинок. Найінтенсивніше всмоктування відбувається в порожній та клубовій кишках. Тут білки всмоктуються у вигляді водних розчинів амінокислот і простих пептидів, які потім використовуються для синтезу тканинних білків, специфічних для організму. Вуглеводи всмоктуються у кров у вигляді водних розчинів моносахаридів (глюкози і частково галактози та фруктози), потрапляють у печінку і м'язи, де си-

нтезується глікоген. Жири всмоктуються у вигляді емульгованих жирних кислот, моно- та дигліцеридів. При цьому значна частина їх (60–70 %) у вигляді найдрібніших жирових краплин (емульсії) надходить спочатку в лімфатичні судини, а потім грудною протокою у кров. У кишкових епітеліоцитах із жирних кислот і гліцерину відбувається ресинтез необхідних для організму тригліцеридів.

У шлунку всмоктуються вода, лікарські речовини, електроліти, алкоголь, моносахариди, гормони тощо.

У товстій кишці в невеликій кількості всмоктуються глюкоза, амінокислоти, значна кількість води, електроліти й інші речовини. Ця особливість товстої кишки використовується у практичній медицині для введення у пряму кишку поживних речовин, що легко засвоюються при штучному харчуванні хворих.

5.5 Сечова система

До сечових органів належать органи, які виробляють сечу (нирки), і органи, які нагромаджують і виводять її назовні (сечоводи, сечовий міхур, сечівник).

У жінок сечові та статеві органи ізольовані одні від одних, а у чоловіків вони сполучаються в передміхуровій частині сечівника (уретри), де відкриваються сім'я-виносні (дві) та вивідні протоки (15–20) передміхурової залози.

Нирка (ren) – парний екскреторний орган, який розташований поза очеревиною на задній стінці живота, по боках хребта на рівні XI грудного – II поперекового хребців. Права нирка міститься дещо нижче, ніж ліва.

Маса кожної нирки дорівнює 110–140 г, довжина – 9–12 см, ширина – 4,5–6,5 см, товщина – 2–3 см.

Нирка має бобоподібну форму, оточена жировою капсулою і разом з нею розміщена в фасціальному футлярі. Паренхіма (речовина нирки) покрита сполучнотканинною капсулою.

На внутрішньому увігнутому краю нирки розміщені ворота, куди входять ниркові артерії та нерви, а виходять ниркові вени, лімфатичні судини і сечовід. Усередині нирки є сплющена лійкоподібна порожнина – ниркова миска, яка складається з великих і малих ниркових чашок, що переходять у ниркові піраміди. Ниркова миска переходить у сечовід, по якому сеча поступає в сечовий міхур, а з нього по сечівнику – назовні.

Нирки є важливими видільними органами, призначення яких полягає в підтриманні постійності складу й об'єму рідин внутріш-

нього середовища організму. Через нирки виділяється значна частина кінцевих продуктів обміну речовин (сечовини, аміаку, креатиніну та ін.).

Процес утворення і виділення сечі з організму називається діурезом.

У нирці розрізняють зовнішню кіркову речовину, що прилягає до фіброзної капсули, в якій розміщені найдрібніші артеріальні судини, що утворюють клубочки ниркового тільця, і внутрішню мозкову речовину, яка складається з конусовидних ниркових пірамід (16–20), пронизаних великою кількістю ниркових каналців і збірних трубочок. Кіркова речовина проникає в мозкову речовину поміж пірамідами, відділяє їх одна від одної та утворює ниркові стовпи.

Основною структурно-функціональною одиницею нирки є нефрон. Це довгий нирковий канадець, сліпий кінець якого (його початковий відділ) у вигляді двостінної чаші (капсули Шумлянського – Боумена) охоплює клубочок кровоносних капілярів (клубочок Шумлянського). Клубочок разом з охоплюючою його капсулою називається нирковим тільцем (мальпігієве тільце). Поблизу клубочка каналець багаторазово вигинається. Цей сегмент його називається проксимальною частиною каналця нефрона, третій – петлею нефрона (висхідна і низхідна її частини), а четвертий – дистальною частиною каналця нефрона. Дистальний кінець ниркового каналця переходить у збірну трубочку. Збірні трубочки утворюють короткі вивідні протоки, які крапковими отворами відкриваються на верхівці сосочка ниркової піраміди, що переходить у ниркові чашки, а останні – в ниркову миску і сечовід.

Характерною особливістю будови нирки є те, що вона має не одну, а дві капілярні сітки, пов'язані із сечоутворенням: клубочкову і перитубулярну. Клубочкова капілярна сітка міститься в нирковому тільці, перитубулярна утворена виносною артеріолою, що розгалужується на капіляри і густо обплітає ниркові каналці. Виносна клубочкова артеріола за діаметром менша приносної, що створює умови для підвищення тиску в її капілярах. Тиск у капілярах клубочка ниркового тільця становить 9,3–12 кПа, а в капілярах, що обплітають ниркові каналці, – 2,67–5,33 кПа.

Поміж приносною і виносною клубочковими артеріолами розташовані клітини щільної плями дистальної частини каналця нефрона, які становлять юкстагломерулярний комплекс. Клітини цього комплексу виділяють біологічно активну речовину ренін, який активує ангіотензиноген (білок плазми крові) і перетворює

його в дуже активну судинозвужуючу речовину – ангіотензин II. Ангіотензин II впливає на судини і на величину артеріального тиску. Крім того, він стимулює секрецію альдостерону (гормону коркової речовини надниркової залози, який бере участь у регуляції водно-електролітного обміну), підсилює відчуття спраги, регулює реабсорбцію натрію в каналцях.

Процес сечоутворення складається з утворення первинної сечі внаслідок фільтрації з плазми крові в капсулу клубочка безбілкової рідини, зворотного всмоктування (каналцева реабсорбція) води і розчинених у ній речовин первинної сечі, що переміщується по каналцях, та каналцевої секреції. При секреції відбувається захоплення епітелієм нефронів або виділення у просвіт каналця деяких речовин із крові чи синтезованих клітинами нефронів, що закінчується утворенням вторинної, або кінцевої, сечі.

У нирках людини за добу утворюється близько 180 л фільтрату, а виділяється 1–1,5 л сечі; решта рідини в каналцях всмоктується назад у кров. При цьому в проксимальній частині каналців нефронів цілком реабсорбуються амінокислоти, глюкоза, вітаміни, білки, мікроелементи, значна кількість натрію, хлору, гідрокарбонату та ін. У подальших частинах нефрону всмоктуються лише вода та іони. Канальцева секреція дозволяє екскретувати органічні кислоти (феноловий червоний, пеніцилін) й луги (холін), іони (калію).

Регуляція сечоутворення здійснюється за допомогою нервово-гуморальних механізмів. Робота нирок підпорядкована не лише безумовно-рефлекторному контролю, а й регулюється корою півкуль великого мозку, гіпоталамусом. Вплив вегетативної нервової системи виявляється на процесах клубочкової фільтрації та каналцевої реабсорбції.

Гуморальна регуляція здійснюється під впливом гормонів і медіаторів, які регулюють транспорт іонів і води в каналцях нефронів, змінюють проникність клітинної мембрани й інтенсивність іонних насосів. До них відносяться антидіуретичний гормон гіпофіза – вазопресин і гормон коркової речовини надниркової залози – альдостерон. Вазопресин змінює проникність стінки звитої частини каналця нефрону та збірних трубочок, тобто допомагає реабсорбції води, що приводить до підвищення осмотичної концентрації сечі, альдостерон підсилює реабсорбцію іонів натрію, виведення іонів калію і гальмує зворотне всмоктування кальцію та магнію.

Сечовід (ureter) – це циліндрична трубка завдовжки близько 30 см, діаметром 4–7 мм. Він йде по задній стінці живота, опускається в порожнину малого таза, де прямує до дна сечового міхура і протикає його стінку в косому напрямку, відкриваючись щілиноподібним отвором.

Сеча з ниркової миски кожної нирки по сечоводах надходить у сечовий міхур.

У сечоводі розрізняють черевну та тазову частини.

Сечовий міхур (vesica urinaria) є резервуаром для нагромадження сечі. Місткість його 500–700 мл. Сечовий міхур розташований в порожнині малого таза позаду лобкового симфізу. Знизу він прилягає до тазового дна (м'язів промежини та фасції таза). В сечовому міхурі розрізняють дно, шийку, верхівку і тіло. На внутрішній поверхні сечового міхура, в нижній його частині, є трикутної форми гладенька ділянка – сечоміхурний трикутник, верхівка якого відповідає внутрішньому отвору сечівника, а в кутках основи містяться отвори сечоводів.

Циркулярні волокна м'язового шару в ділянці внутрішнього отвору сечівника й отворів сечоводів утворюють відповідно сфінктер сечового міхура і подібність сфінктерів сечоводів.

Сечівник (urethra) – це трубка, що простягається від сечового міхура до зовнішнього отвору сечівника, який у жінок відкривається в присінок піхви, у чоловіків – на головці статевого члена. Довжина чоловічого сечівника дорівнює 18–20 см. Найвужчими частинами чоловічої уретри є її перепончаста частина (довжина близько 1 см) та зовнішній отвір. В уретрі розрізняють передміхурову, перепончасту та губчасту частини. Уретра у жінок значно коротша, ніж у чоловіків. Довжина її не перевищує 3–4 см.

Акт сечовипускання – складний рефлекторний акт, при якому одночасно скорочується м'яз, що опорожнює сечовий міхур, і розслаблюються його сфінктери: мимовільний – сфінктер сечового міхура і довільний – сфінктер сечівника.

Безперервне надходження в сечовий міхур сечі веде до підвищення тиску в ньому і розтягненню його стінки, що викликає подразнення механорецепторів міхура. Розтягнення стінки сечового міхура, швидкість наповнення його, а не збільшення тиску в ньому, є ведучим фактором, який викликає подразнення механорецепторів. При цьому імпульси по доцентрових нервах надходять у спинний мозок до центру сечовипускання, який міститься у крижовій частині. Під впливом імпульсів, які йдуть від центру се-

човипускання, відбувається рефлекторне скорочення м'яза, що спорожнює міхур, і розслаблення сфінктера сечівника. Збудження від центру сечовипускання передається у кору великого мозку, де виникає відчуття позиву до сечовипускання. Імпульси від кори великого мозку по відцентрових нервах через спинний мозок надходять до сфінктера сечівника – настає сечовипускання. Корковий контроль виявляється в затримці, підсиленні або навіть довільному викликанні сечовипускання. У дітей раннього віку корковий контроль затримки сечовипускання відсутній: він виробляється поступово з віком.

Кількість, склад і властивості сечі

Добова кількість сечі при звичайному водному режимі в середньому становить 1–1,5 л.

Збільшення добового діурезу (поліурія) спостерігається при значному споживанні води, м'язовій діяльності, розсмоктуванні набряків, вживанні сечогінних ліків, цукровому діабеті, нецукровому діабеті (сечовому виснаженні), нефрозі, зморщій нирці та при інших формах недостатності нирки. Затримання у крові різних продуктів обміну внаслідок недостатньої концентраційної здатності нирок і низької оптичної щільності (питомої ваги) сечі компенсується збільшенням її кількості.

Зменшення добового виділення кількості сечі (олігурія) відмічається при великих крововтратах, наростанні набряків, зниженні артеріального тиску, проносах, рвоті, пропасниці тощо.

Повне припинення виділення сечі та надходження її в сечовий міхур (анурія) спостерігаються, наприклад, при сепсисі, великих опіках, отруєннях, переливанні несумісної крові, стисненні сечоводів, відриві останніх від нирок тощо.

Нормальна сеча має жовте забарвлення. При великій кількості прийнятої рідини сеча стає світло-жовтою або безкольоровою. При зневодненні вона стає темно-жовтою. Від домішки крові сеча фарбується в червоний колір різної інтенсивності – від кольору м'ясних помиїв до темно-вишневого, залежно від кількості крові, що в ній міститься. Жовч фарбує сечу в коричневий колір.

Сеча здорової людини має слабокислу реакцію, рН її наближається до 6 (може коливатися в межах 5–7). Різко кисла сеча буває при захворюваннях сечових органів, при цукровому діабеті, споживанні їжі, що багата на білки. Малолужна реакція спостерігається при споживанні рослинної їжі, сечовій інфекції та ін.

Свіжовипущена нормальна сеча прозора. Помутніння її може зумовлюватись наявністю гною, великою кількістю солей (уратів, фосфатів, карбонатів).

Відносна щільність сечі залежить від кількості випитої рідини, інтенсивності потовиділення і харчового режиму. В нормі відносна щільність сечі може коливатися в значних межах – 1,002–1,030. Після значного пиття вона може знизитися до 1,000, при харчуванні всухом'ятку, проносі, цукровому діабеті, інтенсивному потовиділенні – підвищитися до 1,030–1,035.

Разом із сечею з організму виділяються продукти розпаду білка – сечовина, сечова кислота, аміак, креатинін, аміно- та інші органічні кислоти, велика кількість неорганічних сполук (хлориди, фосфати, сульфати, солі кальцію, магнію, заліза, натрію, калію та ін.), гормони, ферменти, вітаміни тощо.

При захворюваннях і пошкодженнях в сечі виявляються патологічні складові частини: кров, глюкоза, підвищена кількість білка, кетонові тіла та ін.

Наявність у сечі домішки крові називається гематурією. Вона спостерігається при захворюваннях нирок, сечового міхура, при отруєннях, переливанні несумісної крові тощо.

Підвищена кількість білка в сечі в патологічних умовах називається протеїнурією. Протеїнурія спостерігається при різних інфекційних захворюваннях, серцево-судинних порушеннях, гломерулонефриті, нефрозі.

Наявність глюкози в сечі (глікозурія) визначається як наслідок підвищеної її кількості в крові (гіперглікемії) і спостерігається при цукровому діабеті, пухлинах мозку, посиленій фізичній праці, гіперфункції ендокринних залоз.

5.6 Ендокринні залози

Ендокринними залозами (endo – усередину, crino – виділяю) є такі органи, тканини та клітини, які викликають специфічні зміни в роботі інших органів, впливають на обмін речовин. На відміну від залоз зовнішньої секреції, ендокринні залози не мають вивідних проток, у них формуються активні хімічні речовини – гормони – (hormao – збуджую), які із міжклітинних щілин надходять у кров, лімфу або спинномозкову рідину.

До ендокринних залоз належать: гіпофіз; шишкоподібне тіло; щитоподібна залоза; прищитоподібні залози; загрудинна залоза; надниркові залози; ендокринна частина підшлункової залози; внут-

рішньосекреторна частина статевих залоз. Підшлункова та статеві залози – це змішані залози: в них утворюються як секрети, так і інкрети – гормони.

Всі ендокринні залози функціонально пов'язані між собою і становлять єдину систему. В цій системі провідна роль належить гіпофізу.

Гормони володіють специфічними особливостями та високою фізіологічною активністю. Дія їх проявляється за найменших доз, на великих відстанях від місця утворення (дистантна дія). Кожний гормон впливає на відповідну функцію організму. У процесі обміну гормони змінюються функціонально та структурно (швидко руйнуються тканинами, частково утилізуються клітинами організму, виводяться із сечею).

На організм людини гормони діють по-різному: змінюють інтенсивність обмінних процесів, активність ферментних систем, впливають на гомеостаз, будову та функції окремих органів тощо. Гормони здійснюють регулюючу дію не лише на ті або інші органи, а й на самі ендокринні залози, тобто здійснюють хімічну регуляцію. Крім того, існує тісний взаємозв'язок гормонів і нервової системи, який носить двосторонній характер. По-перше, залози добре іннервовані (мають безліч нервових закінчень) вегетативною нервовою системою; по-друге, секрет залоз діє через кров на нервову систему, тобто здійснює нейрогуморальну регуляцію. Інтенсивність інкреторного процесу в тій або іншій ендокринній залозі може бути підвищеною, при цьому утворюється і виділяється у кров збільшена кількість гормону (гіперфункція), або зниженою – продукція гормону зменшена (гіпофункція).

Порушення функціонального стану та діяльності ендокринних залоз призводить до ендокринних захворювань. У їхньому розвитку велике значення мають стресові ситуації, процеси, що відбуваються в періоди росту та розвитку організму, особливо в період статевого дозрівання.

Виявлення тих або інших функціональних змін у стані ендокринних органів проводять за допомогою суб'єктивних (загальний огляд нервово-психічного статусу) та об'єктивних (визначення стану шкіри і волосяного покриву, розмірів і форми кінцівок, скелета, обличчя і шиї, структури кісток, особливо черепа, основного обміну, рівня глюкози у крові тощо) методів дослідження.

Гіпофіз (hypophysis) розміщений у гіпофізарній ямці турецького сідла клиноподібної кістки черепа. Розміри гіпофіза: довжина – 8–10 мм, ширина – 12–15 мм; маса – близько 0,65 г. Гіпофіз є провідною ендокринною залозою, оскільки в ньому виробляються гормони, які регулюють розвиток і функції інших ендокринних залоз. Гіпофіз разом із гіпоталамусом утворює гіпоталамо-нейросекреторну систему, бо вони беруть участь у процесі нейросекреції – синтезі та секреції нейрогормонів, за допомогою яких здійснюються життєво важливі функції: ріст і розвиток організму, діяльність ендокринних залоз, центральної нервової системи та ін.

У гіпофізі розрізняють дві частки: аденогіпофіз (передня частка) і нейрогіпофіз (задня частка). В передній частці виділяють три часточки: горбову, проміжну та дистальну.

Аденогіпофіз виробляє соматотропін (гормон росту), тиротропін (тіреотропний гормон), фолітропін (фолікулостимулюючий гормон), лютропін (лютеїнізуючий гормон) і пролактин (лактотропний гормон). У нейрогіпофізі нагромаджуються та перетворюються на активну форму два гормони: окситоцин і вазопресин, які виникають у ядрах гіпоталамуса.

Соматотропін впливає на утворення білка в організмі, ріст кісток у довжину та розвиток всього тіла. Тиротропін стимулює діяльність щитоподібної залози, кортікотропін – коркової речовини наднирникових залоз. Крім того, він викликає розпад білка і гальмує його синтез в організмі, а також діє протизапально. Гонадотропні гормони (фолітропін) стимулюють ріст везикулярних, яєчникових, фолікулів, обумовлюють овуляцію, утворення жовтого тіла із фолікула, що лопнув, сперматозоїдів у яєчку, чоловічих статевих гормонів – андрогенів (тестостерон), функціонування жовтого тіла й утворення жіночого статевого гормону – прогестерону.

Пролактин підсилює секрецію молока (лактацію) в післяродовому періоді, коли вироблення цього гормону в гіпофізі збільшується під впливом жіночих статевих гормонів.

Гормон нейрогіпофіза – вазопресин – збільшує тонус м'язових елементів артеріол, що сприяє підвищенню артеріального тиску, діє антидіуретично – збільшує реабсорбцію води в каналцях нефронів. Окситоцин підсилює роботу м'язів матки, а також виділення молока.

Гіперфункція передньої частки гіпофіза, що проявляється в дитячому віці, призводить до гігантизму – посиленого росту тіла в довжину за рахунок росту довгих кісток верхніх і нижніх кінцівок

(ріст досягає 2,5–2,6 м). У дорослих гіперфункція аденогіпофіза проявляється акромегалією – непропорціональним збільшенням пальців і кісток, нижньої щелепи, носа, язика, органів грудної та черевної порожнин. При гіпофункції передньої частки залози в дитячому віці настає сповільнення або зупинка росту (карликовий ріст).

Гіпофункція задньої частки гіпофіза, що проявляється зменшеним утворенням вазопресину, призводить до нецукрового сечовиснаження. Такі хворі споживають і втрачають за добу до 40 л води, що зумовлено зниженням зворотного всмоктування води із каналців нефронів у кров.

Недостатність меланотропіну (інтермеду) призводить до порушення процесів розподілу пігменту в клітинах, шкіра втрачає свою пігментацію.

Шишкоподібне тіло (*corpus pineale*) розташоване в ділянці чотиригорбкового тіла середнього мозку і пов'язане з таламусом (зоровим горбом). У ньому виробляється гормон мелатонін, який активно впливає на пігменти шкіри жаби і викликає її просвітління. В організмі ссавців мелатонін затримує статевий розвиток у дорослих самок – зменшує розміри яєчників.

У шишкоподібному тілі є також велика кількість серотоніну – попередника мелатоніну. Функція шишкоподібного тіла до кінця не з'ясована. Вважають, що залоза гальмує швидкий ріст скелета, розвиток статевих залоз.

Щитоподібна залоза (*glandula thyroidea*) – найбільша ендокринна залоза. Маса її досягає 30–40 г. Розташована залоза на передній поверхні шиї спереду трахеї, частково прилягає до щитоподібного хряща, звідки і одержала свою назву. Складається з двох бокових часток і перешийка.

Тканина залози представлена залозистими фолікулами з густою кровоносною і лімфатичною судинними сітками, через які за годину протікає близько 5–6 л крові. У залозистих фолікулах містяться колоїд і білок, до складу якого входить йод, – тиреоглобулін.

Функціональна активність щитоподібної залози залежить від вмісту в ній йоду (у щитоподібній залозі є 15 із 25 мг йоду, що міститься в організмі дорослої людини), а також від діяльності гіпофіза, центральної нервової системи (гіпоталамуса, ретикулярної формації) і особливо від функціонального стану вегетативної нервової системи. Збудження симпатичної частини цієї системи підвищує функціональну активність залози, а парасимпатичної призводить до протилежної дії – зниження гормоноутворюючої функції залози.

У щитоподібній залозі при гідролізі тиреоглобуліну виробляється два гормони: тироксин (тетрайодтиронін) і трийодтиронін. Вони значно впливають на всі види обміну речовин, і перш за все енергетичний і основний, підсилюють витрати вуглеводів, жирів і білків, стимулюють функції центральної нервової системи, процеси росту і розвитку організму.

Гіпофункція щитоподібної залози, що проявляється в дитячому віці, призводить до кретинізму (затримки росту, психічного та статевого розвитку). За недостатньої функціональної активності щитоподібної залози у дорослих, а також у дітей і жінок у клімактеричному періоді виникає захворювання, яке називається мікседемою (слизовим набряком). При мікседемі змінюється інтенсивність обмінних процесів. Основний обмін знижується на 30–40 %. У міжклітинних просторах збільшується вміст муцину й альбумінів. Органи та тканини стають набряклими.

Клінічно мікседема проявляється одутлістю обличчя, шиї та тіла, випаданням волосся, сиплим грубим голосом (набряк гортані), зниженням температури тіла, функцій статевих залоз, особливо у жінок (припиненням менструації), та ін.

У дітей виявляється запізнення у рості, відставання в розумовому розвитку, недоумство тощо.

Гіперфункція щитоподібної залози призводить до тиреотоксикозу – базедової хвороби, яка в 80 % випадків розвивається після психічної травми, що підтверджує тісний зв'язок між ендокринними залозами та нервовою системою. Базедова хвороба супроводжується збільшенням щитоподібної залози, витрішкуватістю, тахікардією (прискоренням частоти серцевих скорочень), підвищенням основного обміну і пов'язаним з цим виснаженням, подразливістю та іншими ознаками. При цьому спостерігається надлишкова кількість гормонів щитоподібної залози в крові.

За недостатнього надходження йоду в організм розвивається зоб – гіпертрофія щитоподібної залози без порушення її функції, але зі зниженою продукцією гормонів. Для профілактики цього захворювання в місцях ендемічних по зобу добавляють у їжу невелику кількість йоду (0,08 мг). Найчастіше йодують сіль.

Прищитоподібні залози (*glandulae parathyroidae*). На задній поверхні бокових частин щитоподібної залози розташовані дві пари прищитоподібних залоз. Іноді вони містяться в товщі тканини щитоподібної залози.

Гормон прищитоподібних залоз – паратгормон – регулює обмін і кількість кальцію та фосфору в організмі. Дія паратгормону подібна до дії кальциферолів (вітамінів групи D).

Нормальна кількість кальцію в крові дорослої людини становить 2,25–2,75 ммоль/л (9–11 мг %). За недостатньої функції прищитоподібних залоз (гіпопаратиреозі), внаслідок зниження рівня кальцію в крові, починаються судоми (тетанія).

Гіперфункція прищитоподібних залоз спостерігається рідко, наприклад при пухлинах залоз, і супроводжується збільшенням кількості кальцію в крові і зменшенням неорганічного фосфату в кістках. Руйнується кісткова тканина, розвивається м'язова слабкість, біль у спині, руках, ногах.

Загрудинна залоза (thymus) розташована за ручкою грудини в передньому середостінні. Вона складається з двох часток, верхні ділянки яких дещо розходяться і нагадують ніби вила (вилочкова залоза). Фізіологічна роль залози вивчена недостатньо. Вважають, що загрудинна залоза є своєрідним стартером, який вмикає багато систем, що забезпечують життя організму. Період найбільшої активності її – перші дні та місяці життя людини. Після статевого дозрівання організму починається зворотний розвиток залози – вона атрофується і її функціональна речовина заміщується жировою клітковиною. У дорослої людини серед маси жирової клітковини зберігаються клітини залозистої тканини. При цьому форма її змінюється на подовжену.

Людина із загрудинною залозою, що нормально функціонує, має надійний імунітет (несприйнятливність) до багатьох захворювань. Дослідженнями останніх років виявлено, що загрудинна залоза контролює розвиток і розподіл Т-лімфоцитів, які відповідають за клітинний імунітет. Крім того, припускають, що в дитячому віці вона гальмує розвиток статевих органів. Виділити гормон залози поки що не вдалося.

Надниркові залози (glandulae suprarenales) – парні залози, розташовані в позаочеревинній клітковині над верхнім кінцем відповідної нирки. Зовні надниркові залози вкриті щільною сполучнотканинною капсулою, пучки якої проникають у товщу залози і ділять її на кіркову (зовнішній шар) та мозкову (внутрішній шар) речовину, яка складається з хромафінових клітин.

У кірковій речовині утворюються гормони, які поділяють на три групи: глікокортикоїди (гідрокортизон, кортизон і кортикосте-

рон); мінералокортикоїди (альдостерон і дезоксикортистерон); статеві гормони (андрогени, естрогени, прогестерон).

У мозковій речовині надниркових залоз виробляються норадреналін та адреналін, які підтримують тонус симпатичної частини вегетативної нервової системи та мають судинозвужувальну дію.

Дія адреналіну на організм подібна до дії симпатичних нервів. Адреналін розширює вінцеві артерії серця, розслабляє м'язи бронхів і судин головного мозку. Під його впливом поліпшується робота серця та інших органів і систем організму (підсилюється глікогеноліз у печінці та м'язах, робота скелетних м'язів та ін.).

Норадреналіну належить роль медіатора— переносника збудження з нервових закінчень на робочий орган (ефектор). Адреналін виготовляється штучно; застосовується при бронхіальній астмі, недостатності судин, для підвищення артеріального тиску та в інших випадках.

Глікокортикоїди впливають на вуглеводний, білковий та жировий обміни, а також виявляють значну протизапальну й антиалергічну дію, гальмують ріст, розвиток і регенерацію кісток скелета, призводять до дистрофії та в'ялості шкіри, виникнення м'язової слабості та ін.

Мінералокортикоїди беруть участь у регуляції мінерального обміну і перш за все рівня натрію та калію у плазмі крові. Особлива роль належить альдостерону, який підсилює реабсорбцію іонів натрію та хлору в каналцях нефронів і зменшує всмоктування іонів калію. Альдостерон має властивість підвищувати артеріальний тиск внаслідок збільшення концентрації натрію у крові та у тканинній рідині.

Статеві гормони надниркових залоз впливають на розвиток статевих органів у дитячому віці, тобто на стадії, коли функція статевих залоз ще слабо виявлена. Вони сприяють розвитку вторинних статевих ознак (волосся на обличчі, тілі, тип оволошіння, розвиток і форма молочних залоз та ін.).

Гіпофункція кіркової речовини надниркових залоз веде до розвитку бронзової (адісонової) хвороби, яка проявляється бронзовим забарвленням шкіри на шиї, обличчі та верхніх кінцівках, підвищеною стомлюваністю, зниженням опірності організму інфекційним захворюванням.

При гіперфункції кіркової речовини надниркових залоз змінюються вторинні статеві ознаки. У жінок може з'явитися борода, припинитися менструація та ін.

Ендокринна частина підшлункової залози представлена особливою залозистою тканиною – панкреатичними острівками (острівками Лангерганса), в яких виробляються гормони інсулін і глюкагон.

Інсулін регулює вуглеводний обмін. Він сприяє утилізації глюкози у клітинах, а також перетворенню її на глікоген, який депонується в печінці та м'язах. Крім того, інсулін бере участь у білковому (стимулює синтез білка) та жировому (сприяє утворенню вищих жирних кислот із продуктів вуглеводного обміну) обмінах.

Глюкагон також бере участь у вуглеводному обміні, але він чинить інсуліну протилежну дію. Під впливом глюкагону глікоген печінки розщеплюється до глюкози, отже, глюкагон сприяє підвищенню концентрації глюкози у крові.

Нормальна кількість глюкози у плазмі крові становить 4,45–6,65 ммоль/л (80–120 мг %).

При гіпофункції ендокринної частини підшлункової залози розвивається цукровий діабет (цукрове сечовиснаження). Основними ознаками цього захворювання є підвищений рівень глюкози у плазмі крові (до 44,0 ммоль/л – 800 мг%) – гіперглікемія та виділення її з сечею – глікозурія. У таких хворих спостерігаються збільшення витрачання білків і жирів як енергетичних речовин, нагромадження продуктів неповного окислення жирів – кетонових тіл, які викликають зрушення реакції крові в кислий бік – ацидоз.

Гіперфункція панкреатичних острівків, а також уведення в організм великих доз інсуліну призводять до значного зменшення концентрації глюкози у крові та викликають гіпоглікемічний, або інсуліновий, шок. Явища шоку швидко знімаються введенням розчину глюкози.

Статеві залози. До статевих залоз відносяться яєчка у чоловіків і яєчники у жінок. Внутрішньосекреторна частина статевих залоз виробляє статеві гормони, які надходять у кров і лімфу. У внутрішньосекреторній частині цих залоз утворюються чоловічі та жіночі статеві клітини – сперматозоїди у чоловіків і яйцеклітини у жінок.

Утворення статевих гормонів у статевих залозах перебуває під контролем аденогіпофіза.

Чоловічі статеві гормони (**андрогени**) – тестостерон і андростерон – стимулюють ріст і розвиток статевого апарату, вторинних чоловічих статевих ознак і появу статевих рефлексів. У чоловіків під впливом андрогенів починається утворення та виділення сперматозоїдів. Андрогени впливають на функціональний стан центральної нервової системи, збільшують утворення білка, особливо в м'язах, зменшують кількість жиру в організмі, підвищують основний обмін та ін.

Жіночі статеві гормони (**естрогени**) синтезуються в зернистому шарі фолікулів, а також в їх внутрішній оболонці. У жовтому тілі, яке розвивається на місці фолікула, що лопнув, виробляється гормон прогестерон.

Естрогени стимулюють ріст жіночих статевих органів, викликають розростання ендометрію (внутрішнього шару матки), сприяють розвитку вторинних жіночих ознак і появі статевих рефлексів. Прогестерон забезпечує нормальний перебіг вагітності.

І чоловічі, і жіночі гормони утворюються як у чоловічих, так і в жіночих статевих залозах, але не в однакових кількостях.

5.7 Організм як єдине ціле

Клітини, тканини, органи та їхні системи, а також рідини об'єднані в єдиний механізм, здатний до самовідтворення, саморозвитку та саморегуляції.

Клітини забезпечують структурну та функціональну єдність тканин. Розмноження, ріст і передавання спадкових властивостей новим організмам, відновлення органів і тканин (регенерація) можливі завдяки клітинній структурі організму, його окремих частин.

Контролювання функцій та взаємозв'язку клітин, які входять до складу тканин, здійснюють нервова система (нервова регуляція), а також речовини (гормони, медіатори та ін.), що містяться у крові, лімфі, спинномозковій рідині (гуморальна регуляція).

Цілісність організму зумовлена структурним і функціональним зв'язком всіх його частин, що складаються із диференційованих і високоспеціалізованих клітин. Вони об'єднані у структурні комплекси, які забезпечують морфологічну основу для найбільш загальних проявів, життєдіяльності організму. Взаємний зв'язок будови та функції можна добре показати на прикладі апарату опори та руху, єдність якого досягається функціональним об'єднанням кісток, сухожилків, м'язів, судин і нервових закінчень. М'язи, що скорочуються під впливом відцентрових імпульсів із центральної нервової системи, справляють формоутворюючий вплив не тільки на зв'язки та суглоби, а й на органи кровообігу і внутрішні органи, викликаючи посилення обміну речовин:

Обмін речовин – основний процес, який характеризує життя. Він являє собою єдність протилежних явищ – засвоєння (асиміляції) та виділення (дисиміляції), характеризується безперервним витрачанням і поповненням речовин у організмі. Завдяки обміну речовин здійснюється зв'язок організму з умовами його життя; з при-

пиненням обміну речовин припиняється і його життя. Організм може існувати тільки в тому випадку, коли він на зміни середовища відповідає певними пристосовними реакціями, що спрямовані на збереження відносної постійності його внутрішнього середовища (гомеостазу).

Взаємозв'язана й узгоджена робота всіх органів і фізіологічних систем організму забезпечується нервовими та гуморальними механізмами. При цьому нервова система відіграє керівну роль. Вона не тільки об'єднує та взаємоузгоджує функції органів і систем у межах організму, завдяки чому він функціонує як єдине ціле, а й встановлює взаємозв'язки організму з навколишнім середовищем. В міру ускладнення організації тварин і розвитку нервової системи (розвиток головного мозку, збільшення його складчастості за рахунок розвитку та збільшення числа борозн та звивин, збільшення тіла, високий розвиток руки та ін.) остання все більше підкоряє собі процеси організму, в тому числі й гуморальні, утворюється єдина нейрогуморальна регуляція.

Внутрішнє середовище організму – це комплекс рідин (крові, лімфи, тканинної та спинномозкової рідин), які омивають клітинні елементи і беруть безпосередню участь у процесах обміну та живлення органів і тканин.

Внутрішнє середовище відділене від зовнішнього особливими пристосуваннями – бар'єрами, до числа яких відносяться шкіра, слизова оболонка, епітелій травного каналу.

Кров є універсальним внутрішнім середовищем для всіх органів і тканин організму, клітини яких, однак, не стикаються з кров'ю. Для кожного органа існує своє власне середовище – тканинна рідина, яка є для нього безпосереднім поживним середовищем. Тканинна рідина в різних частинах тіла є різною. Від її хімічного складу, фізико-хімічних і біологічних властивостей залежать стан і життєдіяльність організму. За своїм складом тканинна рідина є близькою до плазми крові, але містить значно менше високомолекулярних речовин (білків, ферментів), які не проходять через ендотелій капілярів. Склад тканинної рідини залежить від надходження речовин із крові, органів, в яких вона утворюється, проникності стінки кровоносних капілярів, переходу речовин із міжклітинних просторів у лімфу та кров, від особливостей обміну речовин у тканинах.

Нормальна життєдіяльність організму характеризується постійністю кількісних і якісних характеристик фізіологічних показників: органічних і неорганічних сполук, осмотичного, онкотичного і

артеріального тиску, температури тіла, кислотно-основної рівноваги (реакції крові) та ін.

Склад внутрішнього середовища відносно сталий. Постійність внутрішнього середовища забезпечується регуляторними механізмами організму, які мають здатність його зберігати навіть за різких змін параметрів факторів навколишнього середовища у разі перепадів температур, тиску, вологості тощо. Основна роль у цьому належить гістогематичному бар'єру (ендотелію кровоносних капілярів). Механізми, що підтримують відносну постійність внутрішнього середовища організму, забезпечують швидку перебудову функцій органів і організму в цілому відносно умов існування. Проте під впливом несприятливих факторів навколишнього середовища можуть зламатися фізіологічні механізми гомеостазу.

Захисно-присосовні реакції організму. Постійність внутрішнього середовища організму може порушуватися патогенними агентами та речовинами антигенної природи. Для її зберігання організм використовує захисно - присосовні механізми. Одним із таких механізмів є реактивність, яка виражає здатність організму реагувати на різні впливи навколишнього середовища зміною життєдіяльності. Специфічна реактивність полягає в утворенні антитіл на антигенні подразнення, наприклад на сторонній білок. Таким вимогам відповідає імунологічна реактивність як різновид специфічної патологічної реактивності. Вона забезпечує несприйнятливність до інфекційних хвороб, або імунітет, реакції біологічної несумісності тканин тощо.

Імунологічна реактивність здійснюється імунною системою. До імунної системи належать: за грудиною залоза (тимус), кістковий мозок, селезінка, піднебінні мигдалики, лімфатичні вузли та фолікули, червоподібний відросток, циркулюючі в крові макрофаги та лімфоцити.

Першою властивістю імунної системи є її здатність відрізнити «своє» від «чужого». Імунна система розпізнає як чужі субстанції не лише бактерії, віруси або білки інших індивідумів, а й «свої» макромолекули (білки, нуклеїнові кислоти), що зазнали тих або інших змін. Всі субстанції і структури, які імунною системою визнані «не своїми», діють як антигени і провокують утворення специфічних білків—антитіл (імуноглобулінів), відповідальних за гуморальний імунітет, а також лімфоцитів, які забезпечують клітинний імунітет.

В міру розвитку цих різновидів імунітету формується імунологічна пам'ять. А це означає, що при повторному зіткненні організму

з тим самим антигеном виникає швидша і підсиленіша імунна реакція – ефект ревакцинації, або завершення. Причиною таких імунних реакцій є лімфоцити (клітини пам'яті), які довго зберігають інформацію для антигеноспецифічного синтезу антитіл і можуть передавати її наступним генераціям клітин.

Іноді імунологічна реакція може бути спрямована на антигени, які самі по собі не викликають імунної відповіді (неспецифічні агенти). При взаємодії такого антигена (алергена) з факторами імунітету виникають патологічні реакції (реакції підвищеної чутливості). Якщо в них беруть участь вільні антитіла і спостерігається підвищена проникність стінки судин та скорочення непосмугованої мускулатури, виникає раптова реакція (анафілактична алергія негайного типу). Якщо в реакції з антигеном беруть участь сенсibiliзовані імунні клітини, виникає уповільнена реакція (алергія уповільненого типу).

При реакціях уповільненого типу симптоми виявляються через 1–2 доби після попадання антигену в організм, тоді як реакції негайного типу розвиваються одразу ж після цього. Імунологічна реакція може бути відсутньою – імунологічна толерантність.

В імунній системі Т- і В-лімфоцити, що диференціюються в заглибинній залозі зі стовбурних клітин кісткового мозку, займають центральне місце. На своїй поверхні вони мають розпізнавальну зону, яка забезпечує специфічне розпізнавання антигенів за рахунок рецепторів. В-лімфоцити та їхні попередники є продуцентами імуноглобулінів. Макрофаги відіграють вирішальну роль у передачі антигенної інформації лімфоцитам.

Що ж собою являють антигени і антитіла?

Антигени – це субстанції біологічного походження, які в організмі спричиняють імунологічну відповідь. Вони стимулюють утворення антитіл або клітинний імунітет (імуногенність) і можуть вступати з цими факторами у специфічну реакцію (специфічність). Імуногенність визначається різноманітністю амінокислот у поліпептидному ланцюзі (первинній структурі білка), в той час як за специфічність відповідають антигенні детермінанти.

Детермінанти являють собою специфічні поверхневі структури, кожна з яких може зв'язувати антитіла. Так, наприклад, молекула альбуміну має близько 6 детермінант, вірус – 1000, еритроцит – 1 млн. Для того щоб молекула володіла імуногенністю, вона повинна мати щонайменше дві детермінанти, розміщені на певній відстані одна від одної.

Антиген називають гаптенем, якщо він спочатку зв'язується з якоюсь молекулою-носієм (наприклад, з білковою) для того, щоб стати діючим антигеном.

Антитіла – це білкові речовини плазми крові (γ -глобуліни), утворення яких викликане антигенами. Особливість їх структури робить можливою специфічність реакцій на введені антигени. Антитіла характеризуються високою гетерогенністю. Якщо один і той самий антиген потрапляє вдруге в організм, останній реагує на такий контакт повторною відповіддю. Така відповідь базується на присутності лімфоцитів і характеризується швидшим і більш вираженим ступенем виробітку антитіл.

Якщо імуноглобуліни вводять парентерально, настає пасивна імунізація (сироваткова терапія). Вона застосовується при правцю, ботулізмі, дифтерії, отруєннях тваринного походження (отрутою змій, павуків, скорпіонів). Оскільки при цьому відбувається введення в організм сторонніх для нього білків сироватки донора, при повторному лікуванні слід пам'ятати про можливість виникнення алергічних реакцій. Введені імуноглобуліни в організмі реципієнта розпадаються.

При активній імунізації в організм вводять неживі або ослаблені збудники захворювань або анатоксини (спеціально оброблені токсини). При цьому виробляється імунологічний захист: антитіла і (або) сенсibiliзовані Т-лімфоцити та клітини пам'яті. Тим самим організм на певний час (іноді місяці або роки) захищається від певних збудників інфекційних хороб та їх токсинів.

Іноді хворому одночасно вводять імунову сироватку і вбитих або ослаблених збудників хороб. У таких випадках введені антитіла діють швидко, а через декілька днів виробляються особисті імуноглобуліни. Така змішана (активна і пасивна) імунізація добре зарекомендувала себе у профілактиці.

Дещо інші методи використовуються для лікування при імунологічній недостатності. Розрізняють первинний імунодефіцит, до якого відносять природжені дефекти системи Т- (або) В-лімфоцитів, та вторинний, що розвивається внаслідок травми, оперативних втручань, пов'язаних з видаленням імунореактивних тканин (селезінки, лімфатичних вузлів тощо), після опіків, опромінення тощо. При первинному імунодефіциті намагаються поповнити відповідну ланку імунітету – ввести імуноглобуліни або лімфоцити, зробити пересадку кісткового мозку тощо. При вторинному імунодефіциті також вводять лейкоцити, особливо при зниженні у крові рівня лі-

мфоцитів або нейтрофільних гранулоцитів. Для стимуляції імунної відповіді, а в деяких випадках для стимуляції виробітку фагоцитів, застосовують препарати загрудинної залози та імуномодулятори (інтерферон).

Якщо захист зумовлений не імунологічним механізмом, а анато-фізіологічними особливостями організму, кажуть про резистентність. Так, кисла реакція шлункового соку може запобігати зараженню через рот деякими бактеріями, стійкість до гіпоксії зумовлена збільшенням вентиляції легенів, кількості еритроцитів і гемоглобіну у крові тощо.

Неспецифічна реактивність з'являється під впливом на організм різних факторів навколишнього середовища. Вона реалізується за допомогою таких механізмів, як біологічні бар'єри (шкіра, слизова оболонка, гістогематичний, гематоенцефалічний, тканинний), запалення, фагоцитоз, стрес тощо.

Важливу роль відіграють бар'єрні механізми. Шкіра не лише механічний бар'єр, а й володіє бактерицидними властивостями, що зумовлені наявністю у виділеннях потових і сальних залоз органічних кислот.

Слизові оболонки також є захисним бар'єром організму відносно мікроорганізмів, які можуть видалятися з них за допомогою секрету, що постійно утворюється, чхання, кашлю. Крім цього, виділення слизових оболонок мають бактерицидну дію, яка пов'язана з наявністю в них ферменту лізоциму. Лізоцим міститься у слізній рідині, мокроті, слині, перитонеальній рідині, плазмі та сироватці крові, лейкоцитах, материнському молоці; розчиняє не тільки живі, а й мертві мікроорганізми.

Запалення та фагоцитоз. При значній вірулентності (інвазійності, токсичності) мікроорганізмів і достатній їх кількості бар'єри шкіри та слизових оболонок стають слабозахищеними, і вони проникають в організм. У місцях їх проникнення розвивається запальний процес. Запалення може виникнути на різноманітні пошкоджуючі фактори, які по силі і тривалості переважають адаптивні можливості організму.

Фактори, що викликають запалення (флогогенні), поділяють на зовнішні (екзогенні) та внутрішні (ендогенні). До зовнішніх, крім мікроорганізмів (бактерії, віруси, гриби), належать тваринні організми (найпростіші, черв'яки), хімічні речовини (кислоти, луги), механічні (тиск, сторонні предмети) та термічні впливи (холод, тепло), випромінювання (іонізуюче, ультрафіолетове) тощо. Прикла-

дом запалення, що розвивається від ендогенних причин, може бути запалення як реакція на жовчне та сечове каміння або на утворений в судинах тромб.

Запалення розвивається як захисна реакція організму на больове подразнення, але є патологічним процесом. Проявляється воно порушенням кровообігу, змінами крові та сполучної тканини.

Запалення є місцевим процесом, локалізується на певній ділянці організму, обмежується невеликою частиною органа або рівномірно поширюється і захоплює весь орган. Нерідко запалення розвивається у певних функціональних елементах органа, наприклад у клубочках ниркових тілець, волосяних фолікулах, системі жовчних протоків тощо. Проте у цей процес у деякій мірі втягується весь організм і передусім такі системи, як імунна, ендокринна та нервова.

Розрізняють три види запалення: альтеративне, ексудативне та проліферативне.

При **альтеративному** запаленні домінуючими є структурні та метаболічні зміни клітин: набрякання мітохондрій, зміни мембрани ендоплазматичної сітки, зменшення числа рибосом; пошкодження лізосом, які обумовлюють звільнення ферментів, що в них містяться. Ферменти продовжують процес альтерації й деструкції, внаслідок чого утворюються медіатори запалення: гістамін, серотонін, лімфокіни, простагландіни тощо.

При **ексудативному** запаленні спостерігається порушення місцевого крово- та лімфообігу, передусім мікроциркуляції— руху крові в периферичному судинному руслі (артеріолах, метартеріолах, капілярах, венах), а також транспорту різних речовин через стінку цих судин. При цьому виникає спазм артеріол, який змінюється артеріальною та венозною гіперемією, ставом (зупиненням руху крові). Найхарактернішим порушенням кровообігу при цьому виді запалення є ексудація — вихід рідинної частини крові, клітин, електролітів і білків у навколишні тканини. Ці порушення лежать в основі характерних ознак запалення — почервоніння (*rubor*), набряку (*tumor*), жару (*color*), болю (*dolor*) та порушення функцій (*functio laesa*).

Особливе місце в цьому процесі займає вихід із судин лейкоцитів (міграція). Значення лейкоцитів у запальній реакції не обмежується фагоцитозом — поглинанням і внутрішньоклітинним травленням бактерій та сторонніх часток (відмерлих тканин, сторонніх предметів тощо). Лейкоцити, особливо нейтрофільні гранулоцити, володіють великою ферментативною активністю. Вони містять протеолітичні (протеїназа, еластаза, колагеназа, пептидаза та ін.)

ферменти, які впливають на базальну мембрану і збільшують її проникність.

Розрізняють чотири стадії фагоцитозу: наближення (хемотаксис), прилипання, пожирання та перетравлювання. У процесі запалення фагоцитуючі клітини (лейкоцити, або фагоцити) активно рухаються до хімічних подразників, якими можуть бути продукти протеолізу тканин, і прилипають до них за рахунок цитоплазматичних випинів, негативного поверхневого заряду та ін.

Пожирання об'єкта лейкоцитами відбувається шляхом обгортання його псевдоподіями та затягнення всередину.

Ексудат може бути серозний, що складається, головним чином, із сироватки крові, фібринозний, лейкоцитарний, в тому числі і гнійний, геморагічний (за великої кількості еритроцитів). Крім того, в ексудаті міститься більша чи менша домішка відторгнених тканинних елементів та тих, що розпадаються, а також клітин, що розмножуються. В ексудат проникають альбуміни, глобуліни, фібриноген.

При **проліферативному** запаленні відбуваються процеси відновлення: змінюється клітинний склад запального інфільтрату, розмножуються сполучнотканинні клітини. Внаслідок диференціювання клітин утворюються фібробласти, які синтезують колаген – головний елемент рубцевої тканини. При надлишковому утворенні рубцевої тканини можуть виникнути деформація та порушення функції органа. Проліферативна активація тканинних елементів, які розвиваються на межі з пошкодженими тканинами, наприклад при інфаркті, гангрені кінцівок, та утворення грануляційного валу виконують захисну роль.

Таким чином, все викладене свідчить про велике значення запалення як патологічного процесу, в якому поєднуються і елементи пошкодження, і явища мобілізації захисних сил організму. Захисні механізми на певних стадіях розвитку запалення і за певних умов втрачають своє пристосувальне значення і набувають шкідливого значення. Всмоктування різних токсичних продуктів із запального вогнища викликає загальну інтоксикацію, яка проявляється гнійно-резорбтивною гарячкою, а занесення лейкоцитами у віддалені ділянки організму фагоцитованих бактерій – розвиток метастатичних центрів запалення. Отже, запалення, будучи єдністю протилежностей, поєднує в собі дві сторони одного і того ж процесу. При цьому важливо визначити, що є справжньою хворобою, а що фізіологічною мірою проти неї.

Позначення запалення робиться таким чином: до назви органа, в якому розвивалося запалення, додається суфікс «іт» або «ит», наприклад гепатит, міокардит, енцефаліт, перитоніт та ін. Для позначення запалення, яке розвивається в зовнішній оболонці органа, до терміна, що означає його запалення, додають префікс «пери»: перикардит, перигепатит тощо. Для позначення локалізації запалення у внутрішньому шарі порожнистого або трубчастого органа додають префікс «ендо» або «енд» (ендартеріїт, ендокардит та ін.), в середньому шарі – префікс «мезо» або «мез» (мезобронхіт, мезотимпаніт, мезофарингіт тощо).

Фагоцитарна активність властива не лише клітинам крові, а й іншим клітинам організму, здатним захоплювати та відкладати у своїй цитоплазмі не лише мікроорганізми, а й різні сторонні частки. Такі клітинні елементи об'єднані у групу, що одержала назву системи мононуклеарних фагоцитів. До цієї системи належать макрофагоцити і ендотеліоцити селезінки та кісткового мозку, зірчасті ретикулоендотеліоцити (купферівські клітини) печінки, ретикулярні й ендотеліальні клітини лімфатичних вузлів, перицити капілярів кіркової речовини надниркових залоз, осілі макрофагоцити (гістіоцити) та ін.

Мікроорганізми, що проникають через шкіру та слизові оболонки, потрапляють у кров, а потім у лімфатичну систему. В лімфатичних вузлах вони можуть затримуватися і не проникати у кров'яне русло. Бар'єрна функція лімфатичних вузлів зумовлена запаленням, що виникає на проникнення в них мікроорганізмів.

На мікроорганізми, що потрапили в організм, впливають гуморальні фактори, які утворилися в різних тканинах та органах і діють через рідкі середовища макроорганізму. До них належать лейкоцити, які при контакті з мікроорганізмами виділяють у середовище кислі гідролази, основні ферменти (пероксидаза, лізоцим), компоненти, що є системою сироваткових білків, які активізують комплекс антиген – антитіло з утворенням біологічно активних речовин. Ці речовини в комплексі викликають незворотні пошкодження клітинних мембран – деструкцію мембран мікробних клітин та їх загибель. Бактерицидну дію виявляють пропердин, лейкоїни тощо.

Сироватка крові організму, який переніс інфекційне захворювання, набуває нові властивості по відношенню до збудника цієї інфекції. Вона осаджає його із суспензії, розчиняє і готує до фагоцитозу. Це стає можливим після появи в сироватці крові антитіл – аглютининів, бактеріолізинів і опсонинів. Якщо протягом інфекційного

процесу збудник виділяє токсин, то організм знешкоджує його особливим антитілом – антитоксином (нейтролізує токсин). Антитіла, які з'являються після перенесеної інфекції чи штучної імунізації, називаються імунними. Антитіла підвищують захисну функцію організму.

Біль і його значення для мобілізації захисних реакцій організму. Біль – своєрідний психофізіологічний стан людини, що визначається сукупністю органічних та функціональних порушень в організмі, які виникають внаслідок надпотужних чи руйнівних подразнень.

Природа рецепції, проведення та сприйняття больового відчуття до кінця не вивчені. З цього питання існує дві точки зору. Згідно з однією, немає спеціальних нервових закінчень, які б сприймали та проводили больове подразнення. Будь-яке відчуття, викликане подразненням тих чи інших рецепторів (температурних, тактильних), може перейти у біль. Для цього необхідно, щоб сила подразнення перевищувала відому межу.

Згідно із другою точкою зору, больові відчуття виникають при подразненні спеціальних нервових волокон, які можна назвати волокнами больових рецепторів. Больові відчуття можуть розвиватися і при подразненні шляхів, що несуть больові імпульси від периферії до кори кінцевого мозку. Збудження больових рецепторів відбувається також речовинами (гістаміном, брадикініном, серотоніном та ін.), які звільняються при пошкодженні клітин тканин. Такі клітини називаються хеморецепторами.

Больові відчуття людини є стимулом найрізноманітніших захисних реакцій, основна мета яких – їх усунення. У той же час біль є патологічним процесом.

Клінічне значення болю як симптому порушення нормального перебігу фізіологічних процесів дуже велике. Завдяки больовим відчуттям можна визначати ряд патологічних станів перед тим, як виникнуть ті чи інші клінічні симптоми.

Смерть – незворотне припинення життєдіяльності організму, що є неминучою кінцевою стадією його існування. Настає смерть внаслідок прогресування початого в старості зворотного розвитку тканин, органів і систем і постійного припинення їхньої діяльності та взаємозв'язку організму з навколишнім середовищем. Організм, який припинив свою життєдіяльність, нерухомий, не реагує на зовнішні подразнення. У нього відсутні дихання, серцебиття тощо, тобто організм перетворюється на труп.

Розрізняють декілька етапів смерті: преагонію, агонію, клінічну та біологічну смерть. Незворотний стан, при якому припиняються фізіологічні процеси у клітинах і тканинах і реанімаційні заходи залишаються безрезультатними, називається біологічною смертю. Біологічну смерть слід відрізнити від так званої клінічної смерті. Клінічна смерть – термінальний зворотний стан організму, що настає після припинення серцевої діяльності та дихання, продовжується до появи незворотних змін у клітинному обміні тканин мозку. У звичайних умовах клінічна смерть триває 5–6 хв.

Появі клінічної смерті передують преагональний стан. Він характеризується розвитком гальмування у вищих відділах центральної нервової системи. Життєдіяльність організму на цьому етапі вмирання має дезорганізований, хаотичний характер – різко порушується обмін речовин, процеси розпаду переважають над процесами синтезу, знижується артеріальний тиск, втрачається свідомість, тахікардія змінюється брадикардією.

Преагональний стан може продовжуватися годинами, після чого настає термінальна пауза, що характеризується повною арефлексією, тимчасовим припиненням дихання та серцевої діяльності (0,5–1,5 хв). У цей час згасають рогівкові рефлекси, зіниці максимально розширені. Зовні хворий має вигляд трупа. Термінальна пауза продовжується одну, рідше – 2–4 хв. За нею настає останній спалах боротьби організму за життя – агонія, що триває від декількох хвилин до півгодини та більше. У цей час знову з'являється дихання, нерідко відновлюється діяльність серця, в окремих випадках – рогівкові рефлекси і короткочасно – свідомість. Після агонії з моменту припинення діяльності серця і дихання настає клінічна смерть.

Клінічна смерть – це кінцева стадія життя, пограничний, або термінальний, стан між життям і смертю. Організм, що перебуває у стані клінічної смерті, може бути повернений до життя негайним застосуванням сучасних методів серцево-легеневої реанімації (оживлення). Зворотність цього стану залежить в основному від ступеня гіпоксичних змін у нейронах головного мозку, які є дуже чутливими до припинення кровообігу.

Найважливішою ознакою припинення кровообігу є відсутність пульсу на великих судинах: сонній або стегновій артеріях. Відсутність дихання і розширення зіниць для розпізнавання припинення кровообігу мають другорядне значення, оскільки зупинка дихання може настати раніше зупинки кровообігу або одночасно з нею. У деяких випадках дихання може спостерігатися після припинення кро-

вообігу. Розширення зіниць і згасання рогівкових рефлексів є наслідком розладів у центральній нервовій системі, припинення мозкового кровообігу. Якщо зупинка кровообігу продовжується понад 4 хв, то в діяльності мозку виникають зміни, які мають незворотний характер. У зв'язку з цим успіх реанімаційних заходів залежить головним чином від відновлення мозкового кровообігу і забезпечення клітин, головного мозку, кров'ю, добре насиченою киснем.

Для оживлення організму негайно застосовують ряд простих заходів, спрямованих на відновлення кровообігу та дихання.

Проблемами термінальних станів займається реаніматологія – наука про оживлення організму. Вона вивчає методи захисту організму від надзвичайних впливів зовнішнього середовища. Ці методи спрямовані на тимчасову заміну втрачених або ослаблених функцій життєво важливих органів, у першу чергу органів кровообігу та дихання.

Контрольні запитання та завдання

1. Розкрийте будову та надайте класифікацію кісток.
2. Розкрийте будову кісток мозкового відділу черепа.
3. Перерахуйте кістки лицьового відділу черепа та опишіть їх будову.
4. Які відомі типи з'єднання кісток?
5. Опишіть будову кістки.
6. Що таке суглоб? Надайте їх класифікацію.
7. Розкрийте будову хребтового стовпа.
8. Які кістки входять до поясів верхніх та нижніх кінцівок?
9. Опишіть будову вільної верхньої та нижньої кінцівки.
10. Розкрийте будову та функції м'язів. Надайте їх класифікацію.
11. Розкрийте будову серця.
12. Опишіть діяльність серця.
13. Розкрийте будову та функціонування кровоносної системи.
14. З чого утворена лімфатична система?
15. Опишіть будову та функції органів дихання.
16. Опишіть будову та функції органів травлення.
17. Перерахуйте та опишіть будову сечових органів.
18. Розкрийте механізм сечоутворення.
19. Які вам відомі залози внутрішньої секреції? Якими є їх функції?
20. Опишіть будову і функції залоз змішаної секреції.
21. Перерахуйте залози зовнішньої секреції. Опишіть будову найкрупнішої залози зовнішньої секреції людського організму.

22. Що собою являють антигени і антитіла?
23. Доведіть, що людський організм функціонує як єдина, цілісна система.
24. Що собою являє внутрішнє середовище людського організму?
25. Які ви знаєте захисно-приспосовні реакції організму?
26. Які фактори викликають запалення и що це таке?
27. Що таке біль і яке його значення для мобілізації захисних реакцій організму?

РОЗДІЛ 6. ОСНОВНІ ЗАКОНОМІРНОСТІ ПОСТЕМБРІОНАЛЬНОГО РОЗВИТКУ

Схема періодизації онтогенезу

| Періоди | Межі |
|------------------|---------------------------|
| Новонародженість | 1 – 10 днів |
| Грудний вік | 10 днів – 1 рік |
| Раннє дитинство | 1 – 3 роки |
| Перше дитинство | 4 – 7 років |
| Друге дитинство | 8 – 12 років (хлопчики), |
| | 8 – 11 років (дівчатка) |
| Підлітковий вік | 13 – 16 років (хлопчики), |
| | 12 – 15 років (дівчатка) |
| Юнацький вік | 17 – 21 рік (хлопчики), |
| | 16 – 20 років (дівчатка) |
| Зрілий вік I | 22 – 35 років (чоловіки), |
| | 21 – 35 років (жінки) |
| Зрілий вік 2 | 36 – 60 років (чоловіки), |
| | 36 – 55 років (жінки) |
| Літній вік | 61 – 74 років (чоловіки), |
| | 56 – 74 років (жінки) |
| Старечий вік | 75 – 90 років |
| Довгожителі | 90 років і старше |

6.1 Новонародженість як етап онтогенезу

У середньому вага доношеного новонародженого складає від 2,5 до 4,3 кг, а зріст – від 48 до 56 см. Його шкіра може бути частко-

во покрита гладким сирнистим шаром і тонкими волосками (які випадають упродовж першого місяця). Деякий час голова дитини здається деформованою і подовженою внаслідок процесу, що називається "конфігурацією". Завдяки конфігурації рухливі кістки черепа, що називаються джерельцями, сполучені тільки хрящем, зближуються між собою, дозволяючи дитині пройти по пологових шляхах. Джерельця не повністю тверді, і вони є на черепі аж до пізнього дитинства, тому не можна стукати або натискати на голову, інакше існує ризик завдання травми. До того ж зовнішні геніталії новонародженого можуть здаватися збільшеними. Це збільшення викликане наявністю гормонів, переданих в організм дитини матір'ю перед пологами.

Пологи викликають у немовляти значний стрес. Проте доношені діти мають усе необхідне для того, щоб благополучно пережити цю подію. В останні хвилини пологів організм немовляти виробляє велику кількість адреналіну і норадреналіну – гормонів, супротивних стресу. Різкий викид адреналіну компенсує кисневу недостатність і готує новонародженого до дихання через легені.

Перші вдихи даються новонародженому важко, оскільки рідина, що заповнювала легені, має бути викинута, а мільйони мікроскопічних альвеол – заповнитися повітрям. Проте вже через декілька хвилин у більшості новонароджених встановлюється регулярне дихання. У його кровоносній системі циркулює велика кількість природних безпечних речовин, що називаються бета-ендорфинами. Можливо тому більшість немовлят відразу після пологів відрізняються надзвичайно високою активністю і сприйнятливостю. Багато фахівців вважають, що саме цей період підвищеної активності, що триває лише дещо більше години, є ідеальним часом для першого контакту дитини з батьками. Вони життєстійкі, що вже зробило перший крок на шляху пристосування до нових умов життя, що перейшли від повної залежності від матері до незалежного самостійного існування. Чотирма головними системами пристосування є дихання, кровообіг, травлення і терморегуляція. З першими вдихами легені наповнюються повітрям і починають працювати як основний орган власної респіраторної системи дитини. Деякий час після пологів у ново-народженого трапляються напади кашлю і чхання, що викликають занепокоєння у недосвідчених матерів, хоча в даному випадку вони виконують важливу функцію очищення дихальних шляхів дитини від слизу і навколоплідної рідини. Перехід на легеневе дихання спричиняє за собою важливі зміни в роботі си-

стеми кровообігу новонародженого. Серцю більше не доводиться перекачувати кров у плаценту для аерації. Замість цього кров подається в легені для насичення киснем і видалення вуглекислого газу. Перехід дихальної та кровоносної систем від фетального до самостійного функціонування починається відразу після пологів, але триває ще декілька днів. Брак кисню в перші хвилини під час пологів або дні пристосування до нових умов може привести до безповоротних ушкоджень головного мозку.

Упродовж пренатального періоду поживні речовини, як і кисень, передаються немовляті через плаценту з організму матері, але після появи новонародженого на світ повинна почати функціонувати його власна травна система. Проте цей процес триваліший і поступовий в порівнянні з миттєвими і різкими змінами, що відбуваються в дихальній і кровоносній системах. Пристосування до нових умов потрібно і механізму терморегуляції новонародженого. У матці завжди підтримувалася постійна температура шкіри плоду. Але після пологів власні обмінні процеси дитини повинні постійно забезпечувати ізоляцію навіть від незначних змін температури довкілля. Тому відразу після народження має сенс тепліше укутувати дитину. Незабаром вони стають здатні зберігати тепло власного тіла завдяки значному шару жиру, який накопичується упродовж перших тижнів життя.

Прихильність — це деякий емоційний зв'язок між батьками і дітьми. Вона містить такі елементи, як почуття близькості і любов. Прихильність діє у двох напрямках: в ідеалі, батьки сильно прив'язуються до свого малюка, а їх малюк — до них. Такий взаємозв'язок між ними починається при народженні і продовжує непомітно поглиблюватися і змінюватися упродовж дитячого періоду розвитку дитини.

Коли немовля облизує або смоче материнський сосок, у нього відбувається збільшення секреції пролактину — гормону, стимулюючого утворення і секрецію молока, і окситоцину — іншого гормону, що викликає скорочення матки і зменшує кровотечу. Новонародженому корисний ранній початок годування груддю. Хоча молока у грудях матері ще немає, замість нього виділяється водяниста субстанція, що називається молозиво. Вона, мабуть, сприяє очищенню травної системи немовляти.

Поведінка дитини в перші тижні життя вважалася практично повністю рефлексивною.

Зараз ми знаємо, що вони здатні до організованих, передбачуваних реакцій, до складнішої психічної діяльності, ніж було прийнято вважати до недавнього часу. Немовлята вже мають певні перева-

ги і володіють вражаючою здатністю до навчання. Більше того, вони володіють і способами привертання уваги дорослих до своїх потреб. Ключ до нового розуміння психології немовлят – в розробці точніших і не-шаблонних методів спостереження за їх поведінкою.

Немовлята приходять у світ, маючи біологічно детерміновані моделі поведінки, яку можна розділити на два типи: рефлекси виживання і примітивні рефлекси.

Перші є поведінковими реакціями (рефлекси), необхідними для адаптації і функціонування, особливо упродовж перших тижнів життя, перш ніж управління беруть на себе вищі мозкові центри.

Рефлекси виживання.

Дихання. Немовлята рефлекторно здійснюють вдихи для отримання кисню і видихають діоксид вуглецю. Дихання постійно є рефлекторним, оскільки не вимагає свідомих зусиль, хоча після перших місяців життя з'являється здатність регуляції дихання в певному діапазоні за допомогою вольових зусиль.

Рефлекс "пошуку грудей". Якщо доторкнутися до щоки дитини, вона обертається у напрямку подразника і відкриває рот, неначе шукає сосок. Цей рефлекс в нормі зникає після 3-го або 4-го місяця.

Смоктальний рефлекс. Якщо покласти палець до рота дитини (чи іншим чином стимулювати її), вона почне смоктати, здійснюючи ритмічну поступальну ходу. Упродовж перших місяців життя рефлекс поступово стає довільним.

Зіничний рефлекс. Зіниці дитини звужуються на яскравому світлі і при засипанні, розширюються в темряві й під час пробудження. Це постійний рефлекс.

Моргання. Немовлята моргають у відповідь на швидкий рух об'єкта, на подих повітря у напрямку до їх очей. Це стійкий рефлекс.

Примітивні рефлекси

Рефлекс Моро. Коли дитину різко опускають або піднімають або вона лякається гучного звуку, вона спочатку розчепірює руки і витягає пальці, а потім стискає їх і підтягує руки назад до тіла. Цей рефлекс зникає по закінченні приблизно 4 місяців.

Хапальний рефлекс кисті. Коли до долоні дитини торкаються олівцем або пальцем, вона чітко хапається за нього, а при спробі витягнути стискає ще міцніше. Зникає приблизно через 5 місяців.

Хапальний рефлекс стопи. Якщо злегка натиснути рукою на верхню частину підшви, у дитини станеться тонічне згинання па-

льців стопи. Цей рефлекс схожий на хапальний рефлекс кисті, але зникає тільки через 9 місяців.

Рефлекс Бабинського. При погладжуванні поверхні підшви ступні дитини від п'ятки до пальців спостерігається тильне згинання великого пальця стопи і розведення у сторони інших. Рефлекс зникає через 6 місяців.

Рефлекс кроку (ходьба). Коли дитину тримають вертикально, переміщаючи тулуб вперед, а вона упирається ступнями об тверду поверхню, рухи її ніг нагадують скоординовану ходьбу. Рефлекс зникає через 2 – 3 місяці.

Плавальний рефлекс. Дитина намагається вчинити плавальні рухи, якщо знаходиться у воді животом вниз. Рефлекс зникає приблизно через 6 місяців.

Шийно-тонічний рефлекс. Коли голову дитини, що лежить на спині, повертають убік, вона витягає руку і ногу з того боку тіла, куди повернена голова, і згинає протилежні, що нагадує позу фехтувальника. Рефлекс зникає приблизно через 4 місяці.

Примітивні рефлекси не мають явно вираженої цінності для виживання і, мабуть, не пов'язані з моторним розвитком, але вони могли мати велике значення в один з моментів нашої еволюції.

Істинний вік дитини, від моменту зачаття до народження, називають *гестаційним*. Залежно від строку гестації всіх новонароджених дітей поділяють на *доношених* (народжених у термін від 37 до 42 тижнів), *недоношених* (менше 37 тижнів) і *переношених* (42 і більше тижнів).

Зріла новонароджена дитина має рожеву шкіру, яка рівномірно забарвлена; первинний пушок (лануго) збережений лише на плечовому поясі та верхній частині спини; довжина волосяного покриву в ділянці черепа – не менше 2–3 см; хрящі вушних раковин, носа та нігтів достатньо щільні; місце відходження пуповини розташовується посередині відстані між мечоподібним відростком груднини і лобком, добре утримує постійну температуру тіла за адекватної температури довкілля (20–22 С); має добре виражені смоктальний і ковтальний рефлекси, стійкий та правильний ритм дихання та серцебиття; відсутні ціаноз і зупинка дихання; не зригує; має достатню рухову активність – здійснює періодичні "червоподібні" рухи кінцівками; дзвінко, голосно кричить; реагує на сильні подразники (звукові, слухові, огляд лікаря).

Незріла новонароджена дитина є, як правило, недоношеною, рідше – доношеною, що розвивалася внутрішньоутробно за не-

сприятливих умов. Незрілі – це ті діти, функціональні системи яких розвинуті недостатньо для підтримання нормальної життєдіяльності організму в позаутробних умовах. Такі новонароджені не здатні підтримувати постійну температуру тіла за адекватної температури довкілля; мають місце ціаноз і зупинка дихання, неправильний ритм дихання і серцебиття, недорозвинення зовнішніх статевих органів; порушені пропорції тіла; відсутня чи недостатньо розвинена підшкірно-жирова клітковина; послаблені чи відсутні смоктальний і ковтальний рефлекс.

Зовнішній огляд. Здорова доношена дитина має спокійний вираз обличчя, своєрідну жваву міміку, дзвінкий і гучний крик. Рухи кінцівок безладні, не координовані, іноді атетозоподібні. Посилення рухової активності може проявлятися у вигляді тремору кінцівок і нижньої щелепи, спонтанного рефлексу Моро, спонтанних здригань і т. ін. Посилений тонус м'язів-згиначів кінцівок обумовлює специфічну позу новонародженого (ембріональна поза, поза флексії): голова приведена до грудей, руки зігнуті в ліктьових суглобах і приведені до грудної клітки, кисті стиснуті в кулачки, спина дещо зігнута, ноги зігнуті в колінних і кульшових суглобах та приведені до живота, стопи спрямовані до передньої поверхні гомілок.

Вираз обличчя і поза новонародженого в перші дні життя залежать від внутрішньоутробного положення плода і пологів: при лобному чи лицевому передлежанні обличчя набрякле, міміка бідна чи відсутня, голова дещо відкинута; при тазовому передлежанні ноги розігнуті в колінних і кульшових суглобах; при передлежанні ніжками ноги розведені в позу "жаби".

Шкіра здорової новонародженої дитини ніжна, еластична, оксамитова, сухувата (потові залози ще не функціонують), при збиранні у складку легко розправляється.

Проте через кілька годин шкіра новонародженого набуває яскраво-рожевого відтінку.

Під час огляду виявляють деякі фізіологічні особливості шкіри:

1) milia – білувато-жовті вкраплення, що виступають над поверхнею, локалізуються на крилах носа та в ділянці носогубного трикутника (це ретенційні сальні залози, які зникають до кінця періоду новонародженості);

2) петехіальні крововиливи у шкіру передлежачої частини, обличчя і склери (пов'язані з підвищеною проникністю судинної стінки, виникають у процесі пологів у результаті механічного тиску на м'які тканини);

3) телеангіектазії – червонувато-синюшні судинні плями в ділянці спинки носа, повік, межі волосяної частини голови та задньої поверхні шиї, нагадують "мереживо" чи "павучка", зникають при натисканні;

4) lanugo – пушкове волосся, що локалізується на шкірі обличчя, спини, плечей; надмірний розвиток lanugo відмічається у недоношених дітей;

5) монгольські плями – синюшні пігментні плями в ділянці крижів і сідниць;

6) родимі плями;

7) miliaria cristalina – точкові міхурці з прозорим вмістом, "краплі роси" (ретенційні кісти потових залоз).

Конфігурація голови новонародженого обумовлюється проходженням плода по пологових шляхах і зберігається протягом 1–2-ї доби життя. Обвід голови доношеної дитини складає 34–36 см, що на 1–2 см більше обводу грудної клітки. Обвід голови повторно краще вимірювати на третій день життя, коли зменшується конфігурація і зникає пологовий набряк.

Обличчя здорової новонародженої дитини відносно симетричне. Іноді, під час крику, можна відмітити незначне згладження носогубного трикутника, яке зникає протягом раннього неонатального періоду.

Очі у здорового новонародженого ясні, рогівка прозора, зіниці круглі, діаметром близько 3 мм, реакція на світло жвава. При рухах очних яблук періодично виникає збіжна косоокість. При зміні положення голови, а іноді й у спокої, можлива поява короткочасного горизонтального ністагму. Очі блискучі, кон'юнктиви гладенькі, рожеві. Сльози під час крику в новонародженого 1-го тижня життя, як правило, не з'являються.

Середня частота дихання у здорових новонароджених складає 40–50 за 1 хв. Частота дихальних рухів більше 60 за 1 хв розцінюють як тахіпное, а менше 30 за 1 хв – як брадипное. Тони серця новонародженого ясні, звучні, чисті. Частота серцевих скорочень у спокої складає в середньому 110–140 уд. за 1 хв. Брадикардією вважають число скорочень серця менше 100, тахікардією – більше 160 уд. за 1 хв. Тахікардія в дитини може виникати як реакція на гіпертермію, тактильні, больові подразники, годування.

У здорових доношених новонароджених дітей повторюються цикли "сон – неспання" із тривалістю сну від 50 хв. до 2 год і неспання – від 10 до 30 хв. Перед годуванням доношена дитина, як правило, прокидається самостійно. У відповідь на освітлення очей

ліхтариком виникають змикання повік, замруження, рухи голови назад (рефлекс Пейпера). У доношених дітей у відповідь на сильний звук спостерігається реакція у вигляді кліпання, здригання, рухів кінцівок, сповільнення дихання та серцебиття.

Реакція на перегрівання проявляється безладними рухами. Більові подразники спричиняють занепокоєння і рефлексорні захисні реакції.

Грудний вік

Під впливом природних і нових потреб, що виникають на їх основі (у враженнях, спілкуванні з дорослими), у дитини швидко розвиваються форми активності й функції, які їх задовольняють. Цьому сприяють: фізичний ріст; розвиток нервової, сенсорної, моторної систем; поява перших форм спілкування з дорослими.

До кінця першого року життя немовля росте швидко: його зріст становить 70–75 см, а вага – 9–10 кг. Прорізуються молочні зуби. Інтенсивно розвивається нервова система. Вага мозку однорічної дитини досягає в середньому 850–900 г. Швидко розвиваються аналізатори, зокрема центральні їх мозкові частини; у корі великих півкуль головного мозку відбуваються процеси аналізу і синтезу зовнішніх сигналів. Протягом першого півріччя життя аналізаторні функції швидко вдосконалюються, про що свідчить про чіткіше диференціювання різноманітних сигналів.

З'являються перші форми спілкування дитини з дорослими. Протягом першого півріччя дитина починає розрізняти серед інших об'єктів людину. Вже з трьох місяців вона упізнає матір, зосереджує увагу на інших людях, фіксує їх зором і слухом, у чотири-п'ять – розрізняє близьких та чужих людей; у вісім-дев'ять – при спілкуванні з дорослими виникають і перші ігри. Згодом дитина починає гратися сама, надаючи перевагу грі з дорослими.

Диференціюються і функції різних форм двомовного спілкування. Якщо спочатку дитина кричить від болю, голоду, реагуючи на дискомфортну ситуацію, то з часом її крик стає звертанням, засобом впливу на інших, у ньому з'являються різні модуляції (гнів, радість, нетерплячість, скарга, переляк). Збагачуються звукові інтонації та арсенал виразних рухів дитини, виникає зв'язок між ними і певними реакціями на них дорослих.

Постійно взаємодіючи з дорослими, дитина починає реагувати на їх мову, розуміти слова. Поступово у процес спілкування дитини з дорослими залучаються і мовні засоби, спочатку у формі розуміння їх мовлення. Важливе значення у підготовці мовлення має з трьох мі-

сяців гуління (“а-а-а”, “е-е-е” тощо) – мимовільна неусвідомлена гра звуками, стимулом до якого спершу є голос, поява дорослого. Після шести–семи місяців виникає лепетання – багаторазове повторювання (часом по 20–30 разів поспіль) складів (ба-ба-ба, ма-ма-ма тощо). Після дев'ятого місяця дитина починає відповідати дорослому звуками, повторюючи ті, які чує від нього.

Слово дорослого починає регулювати поведінку дітей уже наприкінці першого року їх життя. Діти в цей час розуміють до 10–20 слів. Вони можуть виконувати завчені рухи при їх називанні, виконувати прості доручення – вибирати предмети за вказівкою, припиняти дію з ними під впливом заборони “не можна!”. На кінець першого року життя діти вимовляють перші слова: “мама”, “тато”, “на”, “дай” тощо. Спілкування з дитиною на цій стадії розвитку її мовлення ще досить ускладнене і доступне лише близьким їй людям. Але це вже мовне спілкування, що відкриває можливості дитини для засвоєння людського досвіду, нових перспектив її виховання.

Протягом першого півріччя відбувається сенсорний розвиток, а починаючи з другого – прискорюється розвиток рухів (моторики) дитини. Приблизно на п'ятому місяці виникають зорово-тактильно (на дотик) – кінестетичні (стосується положення і руху тіла) відчуття, що складають основу початкового орієнтування дитини у просторі. Відбувається і диференціація кінестетичних відчуттів у долонях і пальцях, що зумовлює розрізнення функцій пальців у акті хапання. Важливим для підвищення практичних і пізнавальних можливостей є розподіл функцій між правою і лівою руками.

На шостому місяці дитина здатна до сидіння, що вимагає від неї значного напруження, потрібного для підтримання рівноваги тіла. Поза сидіння – важливий здобуток у розвитку статички дитини. Саме у цій позі починає формуватися характерне для людини вертикальне положення хребта, пов'язане з функціонуванням внутрішніх органів. Сидіння значно розширює можливості дитини отримувати враження від навколишнього світу, контакту з дорослими.

За нормальних умов розвитку восьми-десятимісячна дитина вже може стояти самостійно, за щось тримаючись, пересуватись, а на кінець року робити перші кроки. У формуванні статички дітей виявляються індивідуальні особливості, зумовлені, як їх фізичним станом, так і особливостями виховних впливів. У цій фазі життя дитина виявляє невеликий набір вроджених емоцій.

На усмішку маля відповідає усмішкою, плач інших дітей викликає у нього плач. З 7–8 місяців емоції дитини стають різномані-

тнішими, а їх вияви частіше стають засобом спілкування. Виникають емоційно-рухові умовні реакції на вигляд предметів, передусім іграшок, формується емоційне ставлення до них. У збагаченні емоцій дитини важливими є слова дорослих, пов'язані із цікавими чи приємними для неї діями. Наприкінці першого року виразно виявляються й індивідуальні відмінності в емоційній сфері немовлят, зумовлені особливостями їх життя.

6.2 Дитинство

Ранній дитячий вік

Ранній дитячий вік (від одного до трьох років) – період істотних змін в анатоμο-фізіологічному, психічному розвитку, спілкуванні з дорослими.

Анатоμο-фізіологічні особливості. Розвиток дитини характеризується подальшим інтенсивним фізичним ростом організму, хоч темп його уповільнюється. За перший рік життя дитина виростає на 20–25 см, за другий – на 10–12, за третій – лише на 7 см. До трьох років зріст її сягає 80–90 см, вага становить 14,8–15 кг. Змінюється співвідношення між величиною голови, тулуба та кінцівок. До двох років прорізуються всі 20 молочних зубів. Ритмічніше функціонує серце. До третього року життя вага мозку дитини досягає 1000 г, що становить 2/3 ваги мозку дорослої людини. Розвиваються нервові механізми, енергійно відбувається мієлінізація нервових шляхів у півкулях мозку. Концентрованішими стають процеси збудження й гальмування. Підвищується працездатність нервової системи, що виявляється і у збільшенні часу неспання.

Розвиток психіки і пізнавальної діяльності. Цей період характеризується значним розвитком психічних процесів і пізнавальної діяльності дитини.

Основою розвитку психічних процесів у дитини є її власна активність, що виявляється у спілкуванні з дорослими, маніпулюванні предметами, самостійному пересуванні та ін. Рухаючись самостійно, дитина знайомиться з новими предметами, виявляє їх якості, створює їх цілісні образи. Тобто дії зумовлюють розвиток відчуття й сприймання.

Особливо інтенсивно розвивається в дитини зорова чутливість, а також дотикова і кінестетична чутливість рук.

Виникають різноманітні міжаналізаторні зв'язки, найважливішими з яких є координація рухів рук та очей. Швидко розвивається-

ся і слух у дітей, які уже розрізняють музичні тони, різні звуки, голоси людей і тварин. Розширюються можливості сенсорного (чуттєвого) виховання, що забезпечує їх перцептивну, моторну й мовну активність, зумовлює розвиток фонематичного й музикального слуху.

Сприймання предметів стає цілісним. Дворічні діти при виборі однакових предметів часто орієнтуються передусім на їх форму, потім на розміри (величину), а дещо згодом і на колір. Розвиток сприймання предметів у цьому віці значною мірою залежить від використання в роботі з дітьми дидактичних ігор, завдань (геометричних вкладок, матрьошок, пірамідок), які дають можливість співвідносити предмети зі зразками, здійснювати вибір за кольором, формою і величиною.

На початку третього року життя дитина вже орієнтується в найближчому просторовому оточенні – у знайомій кімнаті, дворі, розрізняє напрямки “вперед” і “назад”, “догори” і “донизу”, помічає зміни в розташуванні предметів. У неї виникають перші орієнтації і в часовій послідовності подій, але дитині ще важко розрізнити значення слів “сьогодні”, “завтра”, “вчора”.

Увага в ранньому дитинстві розвивається від мимовільної її форми до перших виявів довільної (дія за вказівкою, долання труднощів).

Обсяг уваги ще дуже малий, її легко відволікає кожний новий, яскравіший об'єкт. Ця особливість дає змогу дорослим легко відвертати увагу дитини від недозволеної для неї речі, від небажаної дії. Наприкінці третього року слово може викликати увагу і спрямувати її, що створює умови для проведення коротких занять у групах дітей.

У ранньому дитинстві відбуваються значні зрушення в пам'яті.

Будучи одним із феноменів розумової діяльності людини, вона фіксує набутий дитиною сенсорний (чуттєвий), моторний, емоційний досвід. Зазнають перших змін основні процеси пам'яті (запам'ятовування, зберігання і відтворення інформації). У значній мірі впливає на процеси запам'ятовування мовлення, відкриваючи можливість групувати численні елементи досвіду, позначати їх словом, міцніше закріплювати й оперативніше відтворювати. Це означає, що до народження, в утробному періоді розвитку, дитина ще не має пам'яті, живучи пам'яттю матері. З моменту сприйняття нею звуків, світла, смаку, запаху з'являється пам'ять. Дитина мимоволі запам'ятовує життєво значуще, емоційне, яскраве. Вона легше сприймає образний матеріал, ніж словесний, не підкріплений малюнком. Розуміння дитиною слова й особливо оволодіння активним мовленням робить можливими й перші вияви довільності в роботі пам'яті.

На другому і третьому році життя дитини активізується її репродуктивна (відтворювальна) уява. У перших іграх, в яких ще немає ні сюжету, ні ролі, уява виявляється в перенесенні дитиною відомої їй дії в нову ігрову ситуацію (годує ляльку, вкладає її спати, умиває, одягає тощо).

У предметних практичних діях зароджується мислення дитини, яка може мислити тільки про ті предмети, які бачить, з якими щось робить. Вона ще не здатна спочатку думати, а потім робити. Її мислення здійснюється в наочній ситуації практичними діями, тому і називається наочно-дійовим. Намагаючись переборювати різні перешкоди в досягненні наочно сприйманої й бажаної мети, дитина вдається до практичного аналізу (розламує іграшку, з'ясовуючи, що в ній пищить), до практичного синтезу (складає будиночок із кубиків). Переміщуючи предмети у просторі, розподіляючи на частини і групує в певну цілісність, дитина здобуває нові знання про властивості предметів, їх просторові, кількісні відношення, причинні зв'язки. Вона вчиться мислити, відкривати для себе властивості об'єктів не просто на власному досвіді, а у процесі практичного і мовного спілкування з дорослими.

Перші узагальнення в ранньому мисленні здійснюються на основі спілкування з дорослими. Воно є необхідною умовою забезпечення життя, розвитку й діяльності дитини. Нові фізичні та психічні якості, сформовані протягом першого року життя, і подальший розвиток дитини викликають якісні зміни у її взаєминах з дорослими. Вони виявляються у самостійності дитини, яка невпинно росте. Оволодіваючи у спільній діяльності з дорослими і під їх опікою предметними діями, способами пересування, дитина починає згодом виконувати їх вже без участі чи прямої допомоги дорослих (знаходити іграшку, гратися нею тощо). За таких обставин керувати поведінкою дитини стає складніше, бо доводиться зважати і на можливу внутрішню стимуляцію.

Від одного до трьох років настає стадія сензитивності (особливої чутливості) дитини до мовних впливів. Пасивний словник дитини швидко поповнюється. До двох років вона розуміє всі слова, що стосуються її оточення.

Якщо дорослі мало розмовляють з дитиною, не стимулюють її до засвоєння й активного використання слів або ж довго говорять нарочито дитячою мовою, розвиток мовлення дитини гальмується.

Наприкінці другого року життя удосконалюється граматична структура мовлення дитини: з'являються складніші речення, морфологічні елементи множини, теперішній і минулий час дієслів, родовий, давальний, знахідний відмінки.

Мовні надбання дітей стимулюють позитивні зрушення у їх психічному розвитку, позначаються на всіх психічних процесах (відчуттях, сприйманні, мисленні, пам'яті). Наприкінці раннього дитячого віку мовлення починає виконувати у житті дитини не тільки комунікативну функцію, а й деякі інші – планування дій, інструктування самої себе. Воно виявляє себе і як засіб усвідомлення власних можливостей, саморегуляції поведінки, певної її самостійності. Недоліки в розвитку мовлення позначаються на подальшій поведінці дитини: формуються неповноцінні взаємини між нею та іншими дітьми, дорослими. Це призводить до пасивності, нерішучості, безініціативності, несамостійності дитини. Важливу роль у розвитку дитини відіграють слова-оцінки дорослих. Пов'язані з відповідним виразом обличчя, мімікою, жестами, ставленням до дитини чи ситуації, слова “добре”, “погано”, “гарно”, “соромно”, “можна”, “не можна” стають сильними стимулами для вияву її емоцій, підкріплення її дій. Можна помітити стійке ставлення до певних осіб (симпатії, антипатії, страх).

З розвитком активності, самостійності дітей різноманітнішими стають їх стосунки з дорослими. Розвиваються взаємини й між самими дітьми, виникають спільні ігри. Спочатку в іграх дитя частіше займається чимось своїм, хоч і любить, щоб поряд були діти (так звані “ігри поряд”).

У період “кризи трьох років” у дітей виробляється певний комплекс поведінки. Вони прагнуть самоствердитись, самостійно досягти позитивного результату в своїй діяльності.

Отже, протягом перших трьох років життя дитини відбуваються якісні зміни, які забезпечують поступове перетворення малюка з безпомічної істоти на активного діяча в найближчому суспільному середовищі.

Переддошкільний вік

Переддошкільний вік (від 3 до 5 років) має свої анатомо-фізіологічні особливості розвитку, особливості психіки і пізнавальної діяльності, особистісного формування дитини.

Анатомо-фізіологічні особливості. Високий темп фізичного розвитку, що був характерним для перших двох років життя малюка, на третьому році дещо уповільнюється. У середньому за рік маса ті-

ла збільшується на 2 кг, а зріст – на 7–8 см. Саме з цього віку починається помітне накопичення м'язової сили, збільшується витримка, зростає рухливість. Кісткова система зберігає ще в окремих місцях хрящову будову (кисті рук, гомілки, деякі частини хребта). Тому необхідно постійно стежити за поставою, положенням тіла дитини під час сидіння, сну тощо. Нервова система ще дуже вразлива і вимагає дбайливого ставлення до неї з боку дорослих.

Розвиток психіки і пізнавальної діяльності. У переддошкільному віці вдосконалюються сенсорні можливості дітей. Вони можуть добирати за зразком основні геометричні фігури з різного матеріалу, предмети основних кольорів та називати ці кольори. Протягом переддошкільного віку дитина навчається розрізняти всі спектральні кольори.

Інтенсивно розвивається зорова, тактильна і кінестетична чутливість, координуються дії рук та очей. Швидко розвивається фонематичний і музикальний слух, здатність розрізняти різні шуми, голоси людей, звуки й тони музики.

Має свої вікові особливості й пам'ять. Оскільки довільні процеси не досить розвинені, дитина ще не вміє цілеспрямовано запам'ятовувати, тому основним ще є мимовільне запам'ятовування та згадування. Переважає наочно-образна і рухова пам'ять. Діти цього віку можуть відтворити у середньому не більше 4 предметів (їх відображень) з 10–15. Ця обмеженість виявляється і в запам'ятовуванні окремих слів – у середньому не більше 2 слів з 10.

Характерні особливості у цей період має увага: підвищується стійкість мимовільної уваги, збільшується її обсяг.

Слово дорослого є засобом формування перших виявів довільної уваги. Процес її починається від мовних вказівок, котрі сигналізують, що можна робити, а що – ні, на що обов'язково слід звернути увагу. Правильне формулювання завдань, їх мотивація, вироблення певних умінь, необхідних для певної діяльності, розвивають увагу. Тривалість та обсяг уваги у різних дітей не однакові й залежать від способів роботи з ними, виховних прийомів.

У переддошкільному віці досягає свого розвитку мовлення дитини. У неї загострюється інтерес до мови оточуючих людей. Швидко поповнюється активний словник (1500–2000 слів). Значно змінюються пасивне й активне мовлення, яке на п'ятому році наближається до мовлення дошкільника. Відбувається подальше освоєння – граматичної будови мови. Діти вживають багатослівні складні речення. Мова стає основним засобом спілкування з дорослими і однолітками.

Дошкільний вік

Дошкільний вік (від п'яти до шести—семи років) — останній віковий період дошкільного дитинства.

Анатомо-фізіологічні особливості. На п'ятому році характерний для переддошкільників швидкий ріст організму дещо уповільнюється і знову прискорюється наприкінці дошкільного дитинства. Середнє щорічне збільшення зросту дошкільника становить близько 6 см, дівчатка дещо випереджають хлопчиків. Щорічно вага дитини збільшується на 1,5–2 кг, змінюються пропорції тіла, видовжується тулуб і особливо ноги.

Для кісткової системи дитячого організму характерне недостатнє окостеніння, хрящова будова її окремих ланок, значна гнучкість та еластичність хребта. Працездатність м'язів дошкільника значно нижча, а стомлюються вони швидше, ніж у школяра. Загальний розвиток опорно-рухового апарату виявляється у підвищенні координації, вправності й точності рухів.

Удосконалюється діяльність серцево-судинної системи. Збільшуються розміри серця (до п'яти років у 4 рази порівняно з новонародженою дитиною). Змінюється ритм його роботи (у новонародженої дитини — 120–140 ударів на хвилину, у старшого дошкільника — 70–100). За надмірних фізичних навантажень ритм серцевих скорочень легко порушується, виникає втома серцевого м'яза.

Завдяки загальному фізичному розвитку дошкільників удосконалюється структура і функції мозку, відбуваються прогресивні зміни вищої нервової діяльності, для якої характерною стає особлива жвавість орієнтувальних реакцій. Розвивається умовне гальмування, посилюється регулятивний вплив кори великих півкуль головного мозку на функціонування підкірки, що зумовлює фізіологічну основу цілеспрямованості й організованості поведінки.

Розвиток психіки і пізнавальної діяльності. Функціональні зміни в роботі центральної нервової системи дитини пов'язані з морфологічними змінами в будові головного мозку, збільшенням його ваги, яка наприкінці шостого року досягає 1350 г (90 % маси мозку дорослої людини), розвиваються його функції. Ускладнюється структура аналітико-синтетичної діяльності, розширюється сфера впливу словесних подразників, сигналів на розвиток діяльності дитини, що є передумовою психічного розвитку дитини.

Відбувається помітне підвищення чутливості аналізаторів, їх здатності диференціювати оптичні, акустичні та інші властивості

предметів і явищ, продовжує розвиватися кольоровідчуття, розрізнення світлових відтінків. Мовний слух дитини розвивається швидше, ніж звуковисотний, який є основою музикальних здібностей.

Прискорено розвиваються кінестетичні відчуття завдяки рухливим іграм, ритмічним і фізкультурним вправам, малюванню, ліпленню, ручній праці. Розвиток їх виявляється у збільшенні точності та вправності рухів, швидкості вироблення рухових навичок.

Сприймання дошкільників розвивається в різних видах діяльності (ігрової, практичної). Поступово воно виокремлюється у відносно самостійні дії, спрямовані на пізнання предметів навколишнього світу, на виконання перших перцептивних (чуттєвих) завдань. Дитина вдається до спеціальних прийомів детального обстеження предмета, сприймання її стає активнішим, цілеспрямованішим, збільшується тривалість розглядання об'єктів.

Молодший шкільний вік

Період життя дітей від 6–7 до 11 років називають молодшим шкільним віком. При визначенні його меж враховують особливості психічного і фізичного розвитку дітей, перехід їх до навчальної діяльності, яка стає основною.

Анатомо-фізіологічні особливості. Фізично дитина у цьому віці розвивається досить рівномірно. Збільшується зріст та вага тіла, підвищується імунітет, швидко розвиваються м'язи серця. Артерії у школяра дещо ширші, ніж у дорослої людини, і саме цим пояснюються особливості артеріального тиску. Частота серцевих скорочень стійкіша, але під впливом різних рухів, позитивних і негативних емоцій вона швидко змінюється.

Кістково-сполучний апарат молодших школярів досить гнучкий, оскільки в їхніх кістках ще багато хрящової тканини. На це треба зважати, щоб запобігти можливому викривленню хребта, вдавлюванню грудей, сутулуватості.

Розвиток м'язової системи сприяє збільшенню фізичної сили дітей. Але малі м'язи кисті рук розвиваються повільніше. Першокласникам важко писати в межах рядка, координувати рухи руки, не робити зайвих рухів, які спричиняють швидку втому. Тому слід проводити фізхвилинки, які знімають напруження малих м'язів пальців і кистей рук.

Діти цього віку дихають частіше, ніж дорослі. Для підтримання їхньої працездатності особливо важливо, щоб у класі та вдома було чисте повітря.

У дітей добре розвинені всі органи чуття, але деякі з них мають свої особливості. Так, очі, завдяки еластичності кришталика, можуть швидко змінювати свою форму залежно від пози під час читання і письма. Якщо не враховувати цієї особливості органів зору молодших школярів і не виправляти їх пози під час уроків, то це може призвести до підвищення очного тиску, нечіткості зображень на сітківці й до короткозорості.

Вага мозку молодшого школяра наближається до ваги мозку дорослої людини. Особливо збільшуються лобні доли, пов'язані з діяльністю другої сигнальної системи. Водночас відбуваються значні зміни у розвитку і роботі центральної нервової системи. Аналітико-синтетична діяльність кори великих півкуль головного мозку ускладнюється.

6.3 Підлітковий вік

Підлітковий вік охоплює період розвитку дитини від 11 до 15 років. Він є органічним продовженням молодшого шкільного віку і водночас відрізняється від нього. Його називають перехідним, тому що відбувається перехід від дитинства до юності у фізичному, психічному і соціальному аспектах.

Анатомо-фізіологічні особливості. Підлітковий вік – період складних анатомо-фізіологічних змін в організмі людини. Фізичний розвиток підлітків характеризується великою інтенсивністю, нерівномірністю та ускладненнями, пов'язаними зі статевим дозріванням. У ньому виділяють три стадії: стадію, що передує статевому дозріванню, стадію статевого дозрівання і стадію статевої зрілості.

На першій стадії розвитку активізується діяльність щитовидної залози та гіпофізу. Це сприяє посиленню процесів обміну в організмі, а також збудженню нервової системи, яка стає чутливішою до подразнень, особливо до тих, що виникають у самому організмі. Кожне хвилювання різко відображається на роботі серця та серцево-судинної системи, у розвитку яких спостерігаються диспропорції. Мускулатура серця і його об'єм збільшуються вдвічі, а діаметр судин залишається малим. Маса тіла збільшується на цей час у 1,5 рази. Отже, серце через порівняно вузькі судини не може постачати потрібну кількість крові до різних ділянок організму, зокрема до мозку. Нервовий апарат, що регулює серцеву діяльність підлітків, не завжди справляється зі своєю функцією, ця недостатність викликає порушення серцевої діяльності (неправильний ритм, блідість, посилення губ тощо). Недостатній розвиток кровоносної та м'язової сис-

тем сприяє тому, що дитина швидко втомлюється, не може переносити надмірних фізичних навантажень. Тому при їх дозуванні необхідно враховувати особливості фізичного розвитку підлітка.

Скелетна система міцнішає, проте вона ще не така, як у дорослих. Окостеніння хребта, грудної клітки, таза ще не закінчилося, тому за несприятливих умов можливі їх викривлення. Неправильна поза під час сидіння за партою або за столом призводить до порушення дихання і кровообігу, зокрема нормального припливу крові до мозку. А це може позначатися на розумовій діяльності, працездатності підлітка.

Організм його потребує багато кисню, проте легені розвинені ще недостатньо. Тому дихає він частіше, але неглибоко. Важливо привчати його правильно дихати, керувати своїм дихальним апаратом.

Головний мозок підлітків за вагою наближається до ваги мозку дорослої людини. Розвиваються специфічно людські ділянки мозку (лобні, частково скроневі й тім'яні), відбувається внутрішньоклітинне вдосконалення кори головного мозку, збагачуються асоціативні зв'язки між різними його ділянками. Досконалішими стають гальмівні процеси, розвивається друга сигнальна система, посилено формуються нові динамічні стереотипи, які стають основою навичок, звичок, рис характеру. Інтенсивний розвиток вищої нервової діяльності виявляється в розумовій активності дітей, у зростанні контрольної діяльності кори великих півкуль стосовно підкіркових процесів. Але у вищій нервовій діяльності спостерігаються і деякі суперечності, що проявляються у поведінці підлітків, підвищеній збуджуваності, нестійкості настрою. Іноді помічається метушливість, крикливість, нестриманість, безконтрольність дій.

В останні десятиліття ХХ ст. фізичний розвиток підлітків помітно прискорився. Це явище називають акселерацією (лат. *acceleration* – прискорення). Вона виявляється в тому, що характерні для підліткового віку анатомо-фізіологічні зміни в організмі виникають раніше, ніж у попередніх десятиліттях. Дослідники вважають, що акселерацію треба розуміти не лише як прискорення росту і статевого дозрівання, а як зміну темпу розвитку організму, що позначається і на темпі психічного розвитку. Існують різні гіпотези щодо виникнення явища акселерації:

1. Геліогенна теорія: вплив сонячного випромінювання на дітей, які останнім часом стали більше перебувати на сонці, завдяки чому стимулюється їхній розвиток.

2. Теорія гетерозії: вплив на розвиток дитини міжнаціональних шлюбів, що призводить до значних змін, і як наслідок – акселерація.

3. Теорія урбанізації: розвиток міст і переселення до них сільського населення, що призводить до прискорення статевого розвитку, інтелектуалізації, а це, в свою чергу, прискорює ріст і визрівання організму.

4. Нітрітивна теорія: акселерацію вважає результатом поліпшення і вітамінізації харчування.

5. Теорія опромінювання: поширення рентгенівських пристроїв, використання атомної енергетики, випробування ядерної зброї на полігонах створюють фони випромінювання, але в таких дозах, які стимулюють поділ клітин.

Протилежний до акселерації – процес ретардації (лат. *retardatio* – затримка) – значного відставання розвитку дитини від середніх фізичних і психофізіологічних показників. Він може бути наслідком пияцтва, алкоголізму батьків, народження дітей в більш пізньому віці, спадкової хвороби батьків або одного з цих факторів. Такі діти відстають не тільки фізіологічно, а й інтелектуально.

6.4 Юнацький вік

Рання юність (від 15 до 18 років) – вік безпосередньої підготовки підростаючої особистості до життя як дорослої людини, вибору професії, виконання соціальних функцій.

Анатомо-фізіологічні особливості. Фізичний розвиток старшокласників характеризується подальшими анатомо-й фізіологічними змінами. У цей період закінчується видозмінення організму, яке, у зв'язку зі статевим дозріванням, розпочалося в підлітковому віці. Юність – завершальний етап фізичного розвитку індивіда. У зовнішньому вигляді зникає властива підліткам диспропорція тіла й кінцівок, незграбність рухів, довгов'язість. Розвивається моторика, досконалішою стає координація рухів. Тілесна конституція, особливо обличчя, набуває специфічно індивідуального характеру.

Фізичний розвиток полягає насамперед у збільшенні зросту, ваги тіла й окружності грудної клітини. Акселерація фізичного розвитку помітна і в юності. Вона виявляється у скороченні строків статевого дозрівання і закінченні росту. Статеве дозрівання юнаків і дівчат порівняно з попередніми поколіннями закінчується на 2–3 роки раніше, показники їх фізичного розвитку зараз стали вищими за ті, що були 10–15 років тому.

У старшокласників в основному закінчується окостеніння скелета, удосконалюється м'язова система. Відбувається розвиток м'язової тканини, відповідно збільшується м'язова сила. Підвищується фізична витривалість і працездатність організму. Відбувається подальше удосконалення координації рухів.

У юнацькому віці вдосконалюється функціонування серцево-судинної системи, нервова регуляція її діяльності. Стабілізується кров'яний тиск, серцево-судинна система стає витривалішою до навантажень. Збільшується життєва ємність легень, особливо у хлопців, витриваліше функціонує дихальний апарат.

Продовжується функціональний розвиток нервових клітин головного мозку удосконалення нервової системи сягає високого ступеня. Встановлюється стійка рівновага у функціонуванні ендокринної системи. Співвідношення активності залоз внутрішньої секреції стає таким, як у дорослого. Поступово зникає характерна для підлітків підвищена збудливість і неврівноваженість.

Отже, рання юність є періодом відносно спокійного біологічного розвитку організму, більш ритмічної його життєдіяльності, збільшення фізичної сили і витривалості.

6.5 Зрілість

Зрілість – найтриваліший і найбільш значущий для більшості людей період життя (межі визначаються по-різному: від 30-35 до 65 років і залежать від індивідуальності людини). Згідно Е. Еріксон, зрілість охоплює час від 25 до 65 років, тобто 40 років життя. Аналізуючи зрілість як стадію людського життя, він вважав її центральною на всьому життєвому шляху людини.

Ознаками фізичної зрілості людини є фізіологічне дозрівання всіх систем організму, їх готовність до виконання функцій зрілого віку – створення сім'ї, народження й виховання дітей.

Психологічно і соціально зріла людина вміє самотійно:

- прогнозувати свою поведінку в будь-яких життєвих ситуаціях;
- здобувати потрібну інформацію й аналізувати її згідно зі своїми цілями в різних сферах життя;
- мобілізуватися для приведення в дію власного рішення всупереч різним обставинам;
- відстежувати хід виконання власних дій та їхні результати;
- робити висновки з власної поведінки в різних ситуаціях;
- емоційно правильно реагувати на різні життєві ситуації.

Соціальна ситуація розвитку в зрілості – це ситуація реалізації себе, повного розкриття свого потенціалу у професійній діяльності та сімейних відносинах.

У сучасній науці існують різні точки зору на проблему розвитку в зрілому віці:

а) розвиток припиняється, замінюється простою зміною окремих психологічних характеристик;

б) це вік не тільки збереження всього набутого раніше, а й подальшого розвитку особистості;

в) перебудовується як фізичний стан людини, так і її характеристика як особистості і суб'єкта діяльності (В. Г. Ананьєв).

Але для одних людей період дорослості є лише хронологічним поняттям, нічого не додаючи в розвитку. Інші вичерпують себе, досягають певних цілей і знижують свою життєву активність. Треті продовжують розвиватися, постійно розширюючи свої життєві перспективи. У частини людей в середині періоду виникає ще одна криза, відбувається ще одне коректування життєвого шляху.

О.Є. Сапогова, характеризуючи період дорослості, задає питання: яку людину можна вважати дорослою? І відповідає:

По-перше, дорослість визначається фізіологічно, з точки зору оптимального функціонування всіх систем організму. Зовні дорослі люди продовжують рости, фізіологічно змінюватися – досягає оптимуму і змінюється функціонування кісткової, м'язової, серцево-судинної, травної, гормональної та інших систем. Скажімо, сексуальні функції у жінок досягають оптимуму до 26–30 років і тримаються на цьому рівні до 60 років; чоловіки ж переживають їх поступовий спад після 30 років.

По-друге, дорослість визначається соціально і юридично – з точки зору можливості дотримуватися норм і правил соціального життя, займати певні статусні позиції, демонструвати рівень своїх соціальних досягнень (освіта, професія, вкоріненість у соціальних співтовариствах і т.д.), нести відповідальність за власні рішення і вчинки.

По-третє, дорослість – категорія психологічна, що враховує власне ставлення людини до віку, свої переживання до нової вікової когорти. Наявність сім'ї та досвід батьківства (соціально-демографічні дослідження показують, що ризик розпаду сімей максимально великий в перші п'ять років шлюбу і у межах 45–60 років, коли люди прожили у шлюбі близько 15 років).

Дорослість характеризується:

- вмінням брати на себе відповідальність;
- прагненням до влади і організаторськими здібностями;
- здатністю до емоційної та інтелектуальної підтримки інших;
- впевненістю у собі і цілеспрямованістю;
- схильністю до філософських узагальнень;
- захистом системи власних принципів і життєвих цінностей;
- здатністю чинити опір проблемам реальності за допомогою розвиненої волі;
- формуванням індивідуального життєвого стилю ;
- прагненням впливати на світ і «віддавати» індивідуальний досвід молодому поколінню;
- реалізмом;
- стабілізацією системи соціальних ролей та ін.

Центральним віковим новоутворенням зрілості можна вважати продуктивність. Поняття продуктивності, за Еріксоном, включає як творчу і продуктивну (професійну) продуктивність, так і внесок у виховання та затвердження в життя наступного покоління, пов'язано з турботою «про людей, результати та ідеї, до яких людина виявляє інтерес». Відсутність продуктивності, інертність тягне зосередженість на собі, що призводить до відсталості й застою, особистісного спустошення. У психології така ситуація описується як криза зрілості. Людина особистісно не відчуває себе такою, що відбулася, а своє життя – наповненим смислами.

Існує думка, що середній вік є часом тривоги депресії, стресу і криз. Спостерігається усвідомлення розбіжності між мріями, цілями і дійсністю. Людина опиняється перед необхідністю перегляду своїх задумів і співвіднесення їх із частиною життя, що залишилася. Це так звана криза 40 років.

Головні проблеми кризи середнього віку: спадання фізичних сил і привабливості, сексуальність, ригідність.

Дослідники бачать причину кризи дорослості в усвідомленні людиною розбіжності між своїми мріями, життєвими планами і ходом їх здійснення.

Сучасні дослідження показали, що у зрілі роки у багатьох людей спостерігається таке психологічне явище, як криза ідентичності. Під ідентичністю розуміється якась нетотожність людини самій собі, її нездатність визначити, хто вона така, які її цілі й життєві перспективи, ким вона є в очах оточуючих, яке місце займає в певній соціальній сфері, в суспільстві і т.д. Час та інтенсивність цієї кризи залежать від індивідуальних особливостей життя особистості. При-

чини виникнення кризи ідентичності у зрілої людини: динаміка зміни поколінь, специфіка трудової (професійної) діяльності.

Вихід із кризи: на основі самоаналізу знайти собі та своєму «Я» місце в нових умовах, виробити відповідну форму поведінки і спосіб діяльності.

Особистість проходить різні стадії розвитку, досягаючи своєї зрілості. Фізична і психічна зрілість людини, що знаходить вираз у сформованості інтелекту, почуттів, волі – це її особистісна зрілість, яка, звичайно, залежна від них, але, головним чином, все-таки проявляється у відносинах.

Її зрілість як суб'єкта праці і життя виявляється, насамперед, у здібностях, найтіснішим чином пов'язаних один з одним, що проявляється в самотній індивідуальності.

6.6 Літній та старечий вік

Фізіологічні зміни органів і тканин при старінні являють собою не просто суму вікових перебудов окремих клітин і міжклітинної речовини. Вони включають складні способи пристосування і регулювання, спрямовані на збереження життєдіяльності організму і підтримання нового своєрідного рівня гомеостазу. Вікові інволюційні зміни нерідко починаються з порушень діяльності центральної нервової системи. З віком поступово знижується сила, рухомість і врівноваженість гальмового та збудливого процесів у центральній нервовій системі. Розвивається інертність нервових процесів. Погіршується пам'ять і функції зорового, слухового аналізаторів.

Із старінням кістки поступово втрачають кальцій. Внаслідок цього вони стають крихкішими і частіше ламаються, навіть при незначних ударах. Лікування переломів також уповільнюється у старості. Проте сучасні хірургічні методи лікування та протезування у багатьох випадках допомагають зберегти можливість руху літніх людей.

У старості стає поширеним остеопороз, хвороба, що характеризується втратою кальцію і мінералів у кістках. Ця хвороба поширеніша серед літніх жінок. Хворобу, проте, можна затримати за рахунок збільшення споживання кальцію та введення анаболічних гормонів.

Крім того, у старому віці спостерігається зношування суглобів, що, проте, більше залежить від рівня фізичної активності, ніж від віку. Артрит, дегенеративне запалювання суглобів – загальна умова старого віку, що може набувати двох найзагальніших форм: остео-

пороз (стирання хряща суглобу) та ревматичний артрит (хвороба сполучної тканини).

Зміни органу зору в літніх людей пов'язані зі зниженням еластичності, помутнінням, збільшенням розміру і зміною форми кришталика. Відзначаються зниження гостроти зору, погіршення адаптації до світла і темряви, підвищення чутливості до яскравого світла, зменшення здатності розрізняти кольори. Розвиваються стареча далекозорість, катаракта і глаукома.

У результаті вікових змін органу слуху розвивається стареча туговухість, зменшується здатність сприймати звуки, особливо високої частоти, мову, локалізувати джерело звуків і визначати їх напрямок. Порушується відчуття рівноваги, можливі запаморочення та падіння.

З'являються неврози, слабшає пам'ять, знижується здатність до оволодіння новими знаннями та руховими навичками, періодично з'являється депресивний, пригнічений стан, спостерігаються елементи рухової дискоординації та швидкої стомлюваності.

Дуже істотні вікові зміни в серцево-судинній системі.

Хвороби серця – найпоширеніша причина смерті у віці понад 65 років. Зі збільшенням віку, серце людини стає значно уразливішим до хвороб. Навіть у відсутності певної хвороби серце піддається шкідливим змінам зі збільшенням віку. Структурні зміни включають поступову втрату м'язових волокон та інфільтрацію жирової та сполучної тканин. У серці відбувається поступове накопичення нейтрального гранульованого пігменту – ліпофусцину, «пігменту старіння». Ці гранули, складені з білків і ліпідів, вперше з'являються у віці близько 20 років і до віку 80 років займають до 10 відсотків об'єму м'язових волокон.

Серце також проявляє поступове зниження максимальної кількості крові, яка перекачується, приблизно удвічі від 20 до 90 років, проте існують деякі індивідуальні відмінності. Незважаючи на ці зміни, за відсутністю хвороби, серце все ще може відповідати вимогам тіла людини, хоча можливості збільшення за умовами стресу знижуються.

Також із віком часто виникає артеріосклероз, зниження пропускної здатності артерій, що часто вважається частиною старіння, проте це не обов'язково вірно – артеріосклероз може з'явитися навіть у дітей. Взагалі кровоносні судини стають із віком менш еластичними, їх стінки потовщуються із ростом сполучної тканини. Сполучна тканина стає жорсткішою через утворення перехресних зв'я-

зків між молекулами колагену, головного компонента сполучної тканини. На додачу, часто виникає атеросклероз, відкладення інертних матеріалів на стінці артерій, що заважає потоку крові. Максимальний і мінімальний артеріальний тиск із віком зростає. Пульсовий тиск найчастіше падає. Погіршується скоротлива функція серцевого м'яза. Судини поступово ущільнюються, втрачають еластичність, просвіт їх зменшується. Знижується загальна кількість функціональних капілярів. Збільшується загальний час кругообігу крові.

Вивчення питання про вікові зміни функції кровообігу при м'язовій діяльності займає центральне місце у дослідників.

Існує прямий зв'язок між швидкістю включення функції серцево-судинної системи та інтенсивністю навантаження. Встановлено, що з віком і підвищенням інтенсивності роботи швидкість включення функції кровообігу в діяльність помітно зменшується.

У зв'язку зі змінами в діяльності нервової та серцево-судинної систем спостерігається повільніша впрацьованість при м'язовій діяльності, тривалішим стає період відновлення після фізичного навантаження. Тренованість серцево-судинної системи формується значно довше, ніж у молодих людей.

Органи дихання з віком тривало продовжують зберігати достатні пристосувальні можливості для задоволення підвищених вимог при м'язовій діяльності. Однак поступово легенева тканина втрачає свою еластичність, зменшується легенева вентиляція. Ці зміни нерідко супроводжуються розвитком емфіземи. Частота дихальних рухів зростає. Дихання стає більш поверхневим.

Знижується життєва ємність легень. Для порівняння: у молодих людей вона складає у віці 20–30 років 3900 см³, у віці 70–80 років – 2237 см³.

Грудна клітка деформується внаслідок кіфосколіозу і збільшення передньозаднього розміру, зменшуються її еластичність і рухливість.

Знижується екскурсія грудної клітини і тим самим зменшується поглинання кров'ю кисню із вдихуваного повітря. Нестача кисню в організмі сприяє більш швидкому старінню клітин.

Втрата зубів, яка часто спостерігається у людей похилого віку, скоріше є наслідком недбалості, ніж старіння. Зазвичай, результатом пошкодження зубів є шкідлива дія бактерій нормальної флори, які особливо швидко розвиваються у разі споживання очищеного цукру. Проте, через покращення гігієни рота протягом останнього часу, подальші покоління поза сумнівом матимуть кращі зуби у старості.

Хоча із віком зменшується виробництво шлунком соляної кислоти та травних ферментів, ефективність травлення знижується лише у незначній мірі. Головні компоненти, такі як цукор, білки, вітаміни і мінерали продовжують ефективно поглинатися, хоча спостерігається невелике погіршення поглинання жирів. Хоча дієтологи рекомендують спеціальні дієти для осіб похилого віку, не існує доказів потрібності більшої кількості вітамінів і мінералів у похилому віці через сповільнену абсорбцію. Дефіцити, проте, можуть розвиватися через шкідливі звички, наприклад, надмірне споживання вуглеводів, в результаті може не вистачати білків, кальцію, заліза і тіаміну (вітамін В1).

У літніх людей відбуваються суттєві зміни у травній системі з превалюванням дистрофічних та атрофічних процесів, що супроводжується зниженням секреції слинних залоз, порушення функцій жувального апарату, кислотоутворюючої функції шлунку, зниженням скорочувальної здатності (тонусу) шлунку і кишечника, збільшенням частоти виникнення атрофічного гастриту і коліту, зміною складу мікрофлори кишечника.

Стравохід зазнає мінімальних змін. Лише дещо знижуються тонус і еластичність м'язових елементів, складових його тканини, і поступово атрофується вистилаючий його епітелій. Відповідно дещо погіршується просування їжі по стравоходу. Зменшується сила скорочувальних рухів шлунку і кишечника.

У слизовій оболонці шлунка з 30–40 років починають поступово з'являтися ознаки атрофічних процесів, які до 60 років вже значно виражені. Погіршується моторика різних відділів шлунково-кишкового тракту.

З віком знижуються печінковий кровотік і маса печінки. Сповільнюється швидкість біотрансформації, синтезу альбуміну і холінестерази плазми в печінці. рН шлункового вмісту підвищується, евакуація зі шлунка сповільнюється. Ці фактори можуть впливати на фармакокінетику лікарських препаратів.

Важливо відрізнити нормальні вікові зміни від захворювань. Наприклад, атеросклероз є захворюванням — у здорових літніх людей його немає. Навпаки, зниження еластичності артерій внаслідок фіброзу являє собою прояв нормального процесу старіння. Зниження еластичності артерій призводить до підвищення постнавантаження, збільшення артеріального тиску (систоличного) і гіпертрофії лівого шлуночка (ЛШ). Потовщення стінки ЛШ відбувається за рахунок зменшення об'єму його порожнини. Діастолічний тиск за від-

сутності супутніх захворювань не змінюється або знижується. Хоча з віком серцевий викид знижується, при доброму загальному стані він може зберігатися на попередньому рівні. Підвищення тонулу блукаючого нерву і зниження чутливості адрено-рецепторів призводить до скорочення ЧСС; після 50 років максимальна ЧСС щороку знижується на один удар / хв. Фіброз провідної системи серця і загибель клітин синусового вузла підвищують ризик аритмій.

У літніх часто виявляють дисфункцію ЛШ.

Нирковий кровотік і маса нирок (зокрема, число клубочків і довжина каналців) з віком зменшуються. У міру зниження функції нирок зменшується і їх здатність до екскреції лікарських препаратів.

Шкіра з віком атрофується, тому у літніх людей підвищений ризик її пошкодження.

Головна зміна, що відбувається з віком у покривній системі людини, тобто шкірі – поступова втрата еластичності, що призводить до виникнення зморшок, і пігментація. На швидкість цих процесів впливають такі фактори, як дія погодних умов та фамільні риси. За еластичність шкіри відповідають волокна еластину і колагену. Еластин поступово втрачається з віком, а колаген формує велику кількість перехресних зв'язків, що і призводить до втрати еластичності.

З багатьох спроб затримати виникнення зморшок слід відмітити, що масаж обличчя не показав помітного ефекту під час досліджень. Проте креми, що містять естроген, хоча і викликають деякі побічні ефекти, стимулюють регенерацію шкіри і покращують її еластичні властивості.

Нервова система. Мозковий кровотік і маса мозку з віком зменшуються, особливо помітно зниження кількості зв'язків між нейронами в корі головного мозку. Знижується синтез деяких трансмітерів. Дегенерація периферичних нервових клітин призводить до уповільнення швидкості проведення нервових імпульсів і атрофії м'язів.

Структурні зміни мозку в результаті старіння є незначними. Проте число нейронів залишається достатнім, щоб не впливати на поведінку значно. Неможливо передбачити, чи втрата пам'яті є результатом втрати нейронів. Проте нейрони надзвичайно чутливі до кисневого дефіциту, через це втрата активності нейронів є значною мірою результатом зменшення кровопостачання. У випадку хвороби, наприклад, артеріосклерозу, кровоток зменшується значніше, що призводить до сильніших змін. При старінні більш імовірними стають патологічні ситуації, такі як хвороба Альцгеймера, хвороба Паркінсона, інсульт.

Недавні дослідження також показали, що простий опис мозкової функції в термінах зменшення ефективності не зовсім відповідає реальній ситуації. У деяких випадках літні люди використовують не ті самі стратегії, що молодші. Наприклад, літні люди частіше використовують обидві півкулі для того, щоб запам'ятати певну річ, аніж молодші. Крім того, старі люди частіше піддаються ефекту позитивності, запам'ятовуючи тільки позитивну інформацію, що є результатом більшого впливу емоцій на регулювання мозкової діяльності.

Сенсорна система. Поведінка людини надзвичайно залежить від постачання інформації від сенсорних органів: очей, вух, нервових закінчень у шкірі, м'язах і внутрішніх органах. Проте немає прямого співвідношення між чутливістю рецепторів і адекватністю поведінки, тому що звичайний рівень стимулювання значно більший, ніж необхідний. Крім того, індивідуум пристосовується до поступового погіршення сенсорної системи, використовуючи доступну інформацію. Більше того, сучасні технології значною мірою компенсують це погіршення.

Прикладами погіршення сенсорної системи є деяке зниження гостроти зору (що вимагає вищого рівня освітленості), розвиток далекозорості через розслаблення м'язів кришталика, загальне зниження здатностей до акомодатції через збільшення жорсткості лінзи, поступове зменшення прозорості через денатурацію білків прозорої частини ока. Зміни слуху характеризуються зниженням здатності відчувати високі частоти, проте зазвичай це не перешкоджає нормальному розумінню мови та повсякденних звуків. Органи смаку характеризуються втратою чутливості через відмирання смакових бруньок. Цей процес значно прискорюється через тривале споживання деяких продуктів, паління та вплив деяких хімічних речовин, характерних для шкідливих виробництв.

Крім того, сенсорна система помітно уповільнює відповідь на зовнішні стимули, та процеси мислення вимагають більше часу.

Частішою причиною втрати чутливості органів відчуття є багато хвороб, ймовірність яких зростає з віком. У віці 65–74 років порівняно із віком 20–44 років, число сліпих зростає від 0,13 % до 2,5 %, число глухих – від 0,5 % до 5,4 %. Серед хвороб ока, характерних для похилого віку, слід відмітити глаукому (збільшення тиску рідини ока) і катаракту (патологічне зменшення прозорості).

Через важливість гормонів у регулюванні багатьох фізіологічних систем, погіршення ефективності роботи ендокринних залоз внутрішньої секреції традиційно розглядалося як важлива складова частина старіння.

Хоча історично пропонувалося, що старіння пов'язане зі зниженням виділення таких гормонів, як тироксин (гормон щитовидної залози), гормони надниркової залози та гормони гіпофізу, зараз це вважається невірним.

Помічено, проте, деяке зниження у виділенні інсуліну, гормону підшлункової залози, що приводить до уповільнення видалення цукру з крові, але досі немає даних, чи цей ефект є ознакою переддіабетного стану, поширеного серед людей похилого віку, чи власне старіння. Найпомітніше зниження з віком спостерігається у виділенні як чоловічих, так і жіночих статевих гормонів. Виділення естрогену (жіночого статевого гормону) різко знижується під час клімаксу. Виділення андрогенів (чоловічих статевих гормонів) поступово знижується, починаючи з віку в 50 років.

Найбільшою зміною в роботі більшості залоз є, проте, не зниження загального рівня секреції гормонів, а неможливість або уповільнення регулювання цього рівня за умовами різких змін у потребності в цих гормонах. Це має вплив на зниження імунітету людини та обмежує здатність людини до фізичних вправ та інших стресових умов.

Прогерія або передчасне старіння – надзвичайно рідкісна хвороба раннього дитинства, що характеризується багатьма з поверхневих аспектів старіння, такими як випадіння волосся, зморщена шкіра, опуклість кровоносних судин голови та судинні хвороби. Ці діти мають загальний вигляд старих людей та рідко живуть більше 15–18 років, зазвичай вмираючи від серцево-судинних хвороб.

Ця хвороба надзвичайно рідкісна, для дослідження було ідентифіковано тільки близько 50 випадків. Ці пацієнти не проявляли, проте, інших змін, характерних для старіння, за винятком раннього розвитку серцево-судинних хвороб. Більшість фізіологічних і психологічних характеристик були нормальними для свого віку. Таким чином, прогерію слід розцінювати скоріше як рідкісну хворобу з поверхневою схожістю зі старінням.

6.7 Довголіття – соціально-біологічне явище, доживання людини до високих вікових рубежів

Довголіття сімейне – довголіття, що спостерігається в осіб у кількох поколіннях однієї сім'ї.

В основі довголіття лежить мінливість нормальної тривалості людського життя; значна вираженість пристосувальних механізмів, що забезпечують фізіологічне старіння.

Порогом довголіття іноді вважається досягнення 80 років і більше, залежне від багатьох факторів – спадковості, соціально-

економічних умов, природних впливів та інших. Різні дослідники, орієнтуючись переважно на фактичні приклади довголіття, вважають, що гранична тривалість життя людини може становити 100–150 років. Однак цю межу важко встановити з достовірною точністю, тому що люди похилого віку схильні завищувати свій вік.

У геронтології виділяють вищий рівень довголіття – довгожителство: 90 років і вище. Довгожителами зазвичай стають люди, у яких існує оптимальний рівень функціонування більшості найважливіших фізіологічних систем; їм властиві широкі адаптивні можливості, що є передумовою здоров'я та життєздатності.

Характеристика здоров'я довгожителів найбільшою мірою наближається до еталону фізіологічного старіння. Процес старіння у довгожителів відбувається повільніше. Вікові зміни основних фізіологічних систем розвиваються плавно, стан ряду систем організму схожий за багатьма параметрами з таким у осіб більш молодого віку (наприклад, морфологічний та біохімічний склад крові, деякі показники стану серцево-судинної, ендокринної систем і центральної нервової системи).

Тип вищої нервової діяльності у довгожителів, як правило, сильний, врівноважений. Вони товариські, доброзичливі, проявляють інтерес до подій і явищ навколишнього світу, є стійкими до стресів, інфекційних захворювань. Довгожителі володіють доброю пам'яттю, для них характерні висока розумова і фізична активність, працездатність. Вони відрізняються також тривалим збереженням репродуктивної функції й багатодітністю.

Стан серцево-судинної системи, наприклад, характеризується значним збереженням, в порівнянні з особами з «недовгожительських» сімей. Рідше зустрічається стенокардія, гіпертонія; існує тенденція до зниженого вмісту холестерину. Низький вміст холестерину крові вважається одним з показників схильності до довголіття. Інша прогностична ознака довголіття – вік початку руйнування зубів; в осіб із сімейним довголіттям відзначається більш пізній, після 60–69 років початок їх руйнування.

Геронтологічні дослідження показують, що довгожителю властиві розмірений, упорядкований спосіб життя, відсутність шкідливих звичок (зловживання алкоголем, куріння, нераціональне харчування), сімейне благополуччя. Коло обов'язків та занять, як правило, не зазнає будь-яких виражених змін протягом тривалого часу – понад 50% довгожителів постійно живуть у сільській місцевості, половина з них продовжує працювати до глибокої старості, вважаючи працю невід'ємною частиною свого життя.

Фактори довгожителства (сільські абхази, сільські балкарці, корінне населення Якутії) активно вивчалися останні десятиліття. Більшість геронтологів вважають, що потенційна можливість довголіття обумовлена генетично. Певною мірою це підтверджується проявом вказаної властивості організму людини в декількох поколіннях. Разом з тим, поза сумнівом, істотна роль належить соціально-економічному та природним факторам, а також способу життя.

Зупинимося коротко на факторах довгожителства, щоб краще розуміти природу цього явища.

Генетичний чинник

Довголіття обумовлено генетичними факторами. Ця гіпотеза з часів англійських вчених М. Бітон і К. Пірсона, які встановили істотний зв'язок між довголіттям предків і нащадків у багатьох сім'ях англійських аристократів, не викликає серйозних сумнівів. Доведена спадкова схильність як до довгожителства, так і до ймовірності появи хвороб старості (атеросклероз, ішемічна хвороба серця тощо). Але також відомо, що поєднання сприятливих факторів сприяє довголіттю і навіть дещо згладжує значення спадкових основ. І, навпаки, в менш сприятливих умовах «погані» генні зміни реалізуються швидше.

Екологічні фактори

Кліматично особливості середньогір'я Кавказу, ґрунту, води, флори, фауни, близькість моря сприяють доживанню людей до найстарших вікових груп, чого не скажеш про інші регіони. Тенденція довгожителства іноді пояснюється тим, що в гірському повітрі багато негативно заряджених «аеронів», що стримують старіння клітин, особливо при раціональному способі життя.

Традиційне харчування

Харчування також є дуже важливою складовою довголіття. В абхазів і багатьох інших довгожителських груп основу харчування складають продукти землеробства і скотарства. Раціон включає багато фруктів, ягід, горіхів, меду, різних овочів, дикорослих трав і рослин, тобто того, що забезпечує високий антиоксидантний захист організму (збільшене споживання вітаміну Е, аскорбінової кислоти, вітамінів групи В і РР, глютамінової кислоти і ряду інших речовин).

Високий рівень споживання традиційних молочнокислих продуктів сприяє формуванню «здорової» мікрофлори кишечника, що, як відомо, сприяє задоволенню потреб організму у вітамінах і виконує важливу дезінтоксикаційну (очищувальну) функцію. Своєчасне виведення токсинів сприяє продовженню життя.

До сприятливих особливостей харчування довгожителів Кавказу геронтологи відносять низький вміст цукру, солі, м'яса та м'я-

сопродуктів, консервативність (суворе дотримання національних звичок і традицій кухні відповідає специфіці активності ферментів шлунково-кишкового тракту).

Серед довгожителів не буває людей з надмірною масою тіла, тому що калорійність їх їжі є невисокою (не вище 2200 ккал).

Як показали дослідження геронтологів, з алкогольних напоїв довгожителі споживали лише натуральне вино в помірних кількостях від 1 до 3 склянок, курили лише 6%.

Трудовий фактор

Типово ранній початок і пізніше закінчення трудової діяльності довгожителів. За матеріалами, зібраними в Абхазії, майже всі довгожителі продовжували працювати, їх трудовий стаж нерідко перевищував 60 років. Навантаження характеризувалося сталістю і поміркованістю. Робота переривалася відпочинком з обов'язковим денним сном не менш ніж 1,5–2 год.

Психологічний клімат

Старим-довгожителю забезпечувався особливий психологічний клімат, висока повага з додачею реальної й номінальної влади. Вони живуть здебільшого з дітьми, дружними сім'ями в хороших житлово-побутових умовах.

Дослідження феномену довгожителів і його чинників лягли в основу сучасних рекомендацій збереження активного довголіття, раціонального способу життя.

Контрольні запитання та завдання

1. Охарактеризуйте новонародженість як етап онтогенезу.
2. Перерахуйте основні рефлекси новонародженого.
3. Які групи новонароджених виділяють залежно від строку гестації?
4. Розкрийте анатомо-фізіологічні особливості дитини грудного віку.
5. Надайте загальну характеристику дитинства.
6. Розкрийте анатомо-фізіологічні особливості підліткового віку.
7. Опишіть юність як етап онтогенетичного розвитку.
8. Які вам відомі ознаки фізичної та психологічної зрілості?
9. Розкрийте анатомічні та фізіологічні зміни органів і тканин при старінні.
10. Опишіть довголіття як соціально-біологічне явище.

РОЗДІЛ 7 ПОНЯТТЯ ПРО ЕВОЛЮЦІЮ

7.1 Розвиток еволюційного вчення

Теорія еволюції – наукова теорія, що пояснює механізми зміни форм живих організмів, їхніх спільнот та причини утворення біорізноманіття на Землі у процесі еволюції. Перші цілісні теорії еволюції були запропоновані на початку ХІХ сторіччя Еразмом Дарвіном та Жаном Батистом Ламарком. Великий вплив на формування еволюційної біології як самостійної галузі науки зробила теорія еволюції Чарлза Дарвіна.

У подальшому відбувалася конкуренція декількох еволюційних теорій (неоламаркізм, сальтаціонізм, ортогенез, фіналізм тощо), до тих пір, доки у 1930–1940-х роках сформувалась синтетична теорія еволюції (СТЕ), яка включала до себе селекціонізм і популяційну генетику.

У 1950–60-ті роки більшість біологів прийняли синтетичну теорію, хоча і надалі розвивалися альтернативні теорії еволюції і лунала критика в бік СТЕ. Значна кількість біологів на початку ХХІ століття підкреслює потрібність наступного синтезу знань про еволюцію у вигляді нової теорії.

Іноді під терміном «теорія еволюції» розуміють всю еволюційну біологію. Неспеціалісти часто плутають явище еволюції й теорію еволюції. Якщо наявність самого явища еволюції не викликає сумніву у наукового співтовариства, то механізми еволюції, що постулюються окремими теоріями, є предметом дискусії.

Наукові теорії еволюції є предметом критики з боку антиеволюціоністів, які пропонують власні концепції. Ці ідеї сприймаються науковим співтовариством як ненаукові.

Основною задачею теорії еволюції є пояснити механізми, завдяки яким еволюція дає саме такі результати, які ми спостерігаємо у палеонтологічному літописі, біорізноманітті, послідовностях ДНК організмів. Для цього робляться теоретичні узагальнення у вигляді законів і головних факторів еволюції. Фактори еволюції є рушіями, які спрямовують еволюцію організмів. Найчастіше в теоріях еволюції виділяються головні фактори і другорядні.

Дослідження біологічної еволюції довгий час перебували на донауковому етапі. Внесок у розвиток еволюційних ідей зробили Метью Хейл, Шарль Бонне, Жорж-Луї Бюффон. Перші цілісні теорії

еволюції з'явилися на початку ХІХ сторіччя. Їх авторами були Еразм Дарвін і Жан-Батист Ламарк.

Теорія Е. Дарвіна

Еразм Дарвін, дід Чарлза, був лікарем, поетом і філософом. Його віршовані поеми дозволили багатьом сучасникам не розглядати його роботи всерйоз. Свої еволюційні погляди Е. Дарвін виклав у трактаті «Зоономія» (1794–1796), а потім розвинув у поемі «Храм природи» (1803).

Основним фактором еволюції Е. Дарвін назвав прагнення до розвитку, що притаманне живим організмам при переборенні несприятливих умов. Результатом цього прагнення є зміни органів, що успадковуються. Е. Дарвін визнавав наявність конкуренції між близькими формами. Внутрішні прагнення організму не є усвідомленими, але механістичними властивостями: «Особливості форм тварин, що відрізняють їх одну від іншої, ... утворюються поступово з подібних живих волокон і видозмінюються при відтворенні».

Живе, за Е. Дарвіном, відрізняється від неживого «життєвим духом».

Ламаркізм

Жан Батист Ламарк

Головним фактором еволюції, за Ламарком, є градація – прагнення організмів до розвитку. Примітивне життя, на думку Ламарка, виникає постійно з неорганічної речовини, а потім розвивається прогресивно. Градація породжує висхідну послідовність еволюції організмів від найпростіших до людини. Тим не менш, ідеальний розвиток порушується умовами середовища, яке є несприятливим для організмів. Вищі тварини (але не нижчі й не рослини) мають змогу пристосуватися до цього другого фактора еволюції.

Адаптація до зовнішнього фактору відбувається за двома законами еволюції:

- Перший закон – закон тренування і нетренування: якщо тварина активно тренує свій орган, той буде гіпертрофуватися і покращувати власну форму і функцію; якщо ж орган не тренується, то він дегенерує і редукується.

- Другий закон – закон наслідування набутих ознак: якщо тварина набула корисної ознаки, вона буде успадкована нащадками; не успадковуються ознаки, набуті в результаті травм, патологій тощо.

Теорія Ламарка не була метафізичною, як її сприйняли сучасники, а навпаки, намагалася пояснити наявне біорізноманіття матеріалістичним способом.

Етьєн Жоффруа Сент-Ілер. Жоффруїзм

Термін введено російським зоологом Н.А. Холодковським для визначення поглядів французького еволюціоніста Етьєна Жоффруа Сент-Ілера.

Жоффруа Сент-Ілер вважав головним фактором еволюції прямий вплив навколишнього середовища на зміни організмів. Всі тварини, за Жоффруа, мають єдиний план будови або архетип, з якого й еволюціонували. Середовище слабо впливає на дорослих тварин, але змінює молодих особин і зародків. Еволюційні новації, на думку Сент-Ілера, виникають як масові аномалії розвитку.

Дарвінізм

Класичний дарвінізм походить із робіт Чарльза Дарвіна «Походження видів шляхом природного добору», «Походження людини і статевий добір» та деяких інших. Сам термін введений Альфредом Воллесом.

Основний фактор еволюції за дарвінізмом – природний добір. Ключовими тезами також є боротьба за існування, мала невизначена мінливість, екстраполяція малих змін на великі проміжки часу. За Дарвіном природний добір діє на окремі організми та сприяє розмноженню тих з них, хто має корисні (адаптивні) варіації у спадкових ознаках. Такі варіації накопичуються і призводять до появи нових форм, підвидів, видів та всіх інших вищих таксонів. При цьому постулюється відсутність сили прогресу, що рухає еволюцію, а прогрес оголошується побічною властивістю добору.

Ідею природного добору Дарвін взяв із селекції домашніх тварин і рослин, звідти ще одна назва теорії – селекціонізм (від англ. selection – добір).

Ортогенез і номогенез

Розвиток ортогенезу, або «спрямованої еволюції», часто пов'язують з ідеєю Ламарка про градацію, хоча прибічники цієї теорії замість потягу організму до ускладнення найчастіше вводили обмеження на мінливість, що каналізують еволюцію у певному напрямку. Ортогенез постулює наявність внутрішніх структурних обмежень, які, на відміну від необмеженої мінливості дарвінізму, дозволяють існувати лише дискретній мінливості. Ортогенетики вважали, що фізичні й хімічні особливості живого створюють тенденції розвитку груп, що, ставши один раз на шлях каналізації розвитку, вже не можуть із нього зійти.

Прибічники ортогенезу або критикували дарвінізм, або намагалися узгодити свої погляди з ним. Автор терміна «ортогенез» Ей-

мер вважав адаптацію і каналізовану структурну еволюцію паралельними процесами. Палеонтолог Хайятт називав головним фактором еволюції внутрішній шлях онтогенезу, а добору залишав роль «тонкого підстроювання».

Окремим явищем у рамках ортогенезу був *російський номогенез* – «закономірна еволюція», названий так за основною роботою російського іхтіолога Льва Берга. Основними факторами еволюції за Бергом були закономірна мінливість та каналізація розвитку. Природному добору залишалася консервативна роль збереження видової норми.

Сальтаціонізм і мутаціонізм

Відкриття дискретності спадкової інформації призвело ряд біологів до думки, що нові форми виникають також дискретно, стрибкоподібно, сальтаційно. Первинне значення терміна «мутація» якраз і означало різку, непоступову зміну ознаки. Сальтаційну теорію еволюції розвивав Гуго Де Фріз, який спостерігав макромутаційне виникнення виду *Oenothera lamarckiana* та екстраполював цей випадок на всю еволюцію.

Теоретичні проблеми еволюції

- Проблема спрямованості еволюції;
- Еволюційний прогрес;
- Роль добору;
- Адекватність мінливості;
- Проблема монофілії і еволюції вищих таксонів;
- Емерджентність, утворення нового.

Класифікація теорій еволюції

Відомо декілька десятків теорій еволюції. Вони розрізняються ставленням до проблем еволюції.

Сучасною теорією з другої половини ХХ сторіччя вважається синтетична теорія еволюції. Вона і декілька подібних вважають головним фактором еволюції природний добір генетичних мутацій у ДНК. Ця група теорій є селекціоністськими.

Інша група теорій постулює наявність механізмів внутрішньої спрямованої мінливості онтогенезу при сталому генотипі особин. Сюди належать епігенетична теорія еволюції та еволюційна біологія розвитку (англ. *evo-devo* – *evolutionary developmental biology*).

Неоламаркістські теорії припускають наявність адекватної до умов середовища мінливості, а також часто апелюють до епігенетичного успадкування набутих ознак. Нейтралізм зменшує роль добо-

ру, а основним фактором еволюції вважає генетичний дрейф і внутрішні фізико-хімічні властивості геному.

Неоортогенез покладається на структуралістські обмеження у мінливості форм, зокрема припускає можливість побудови періодичних систем таксонів живих організмів.

7.2 Критерії та структура виду

Вид – сукупність популяцій особин, що володіють спадковою подібністю морфофізіологічних ознак, вільно схрещуються і дають плідне потомство, пристосованих до схожих умов життя і які мають певний ареал. Види біологічно ізольовані один від одного. Структурною одиницею виду є популяція.

Популяція – відносно ізольована група особин одного виду, має спільну генетичну основу. Види складаються з безлічі популяцій, кожна з яких займає певну територію, частину ареалу виду.

Критерії виду

1. Морфологічний – подібність зовнішньої та внутрішньої будови організмів одного виду. Критерій не абсолютний, тому що існують види-двійники, статевий диморфізм особин одного виду, породи і сорти, що значно відрізняються один від одного.

2. Генетичний – характеризує кількість і структуру хромосом виду, його каріотип. Кожен вид має чітко певний набір хромосом. Види-двійники відрізняються за кількістю хромосом. Критерій не абсолютний, тому що в межах одного виду кількість хромосом може змінюватися в результаті мутацій.

3. Фізіологічний – визначає схожість процесів життєдіяльності й можливість схрещування. Особи різних видів, як правило, не схрещуються, однак є винятки.

4. Біохімічний – дозволяє розрізнити види за біохімічними параметрами (будовою білків і нуклеїнових кислот). Однак наявність мутаційної мінливості призводить до багатоваріантних білків, тому критерій не абсолютний.

5. Географічний – визначає область поширення виду. Однак існують види з розірваним ареалом і види з дуже великим ареалом. Різні види можуть займати один ареал.

6. Екологічний – визначає умови існування виду, його екологічну нішу, положення в біоценозі. Але в одній екологічній ніші можуть існувати різні види. Часто види-двійники займають різну екологічну нішу.

Немає жодного абсолютного критерію, тому для опису виду використовують сукупність кількох критеріїв.

Боротьба за існування

Термін "боротьба за існування" введений Ч. Дарвіном і має на увазі взаємини організмів з абіотичними і біотичними факторами середовища. Вона виникає внаслідок обмеженості природних ресурсів, з одного боку, та існуючої тенденції організмів до необмеженого розмноження — з іншого.

Боротьба за існування є передумовою природного добору, який визначається як процес виборчого виживання і розмноження організмів. Виживання одних особин відбувається за рахунок загибелі інших. Боротьба за існування регулює чисельність популяції особин і підтримує її на певному рівні.

Виділяють кілька форм боротьби за існування.

Внутрішньовидова боротьба, або змагання, виникає між особинами одного виду в популяції або між популяціями. Представники одного виду мають подібні життєві потреби, тому між ними виникає конкуренція за територію, харчові ресурси, самку. Ця форма боротьби найнапруженіша. Вона призводить до виживання найбільш пристосованих, а отже, збереження їхнього генотипу в популяції. Найбільш жорстко вона відбувається серед рослин одного виду, які населяють одну територію. Сильніші особини затінують слабкі, їх коріння глибше проникають у ґрунт, краще використовують вологу і поживні речовини. Серед тварин може спостерігатися винищення молодняка при надлишковій чисельності, боротьба за верховенство у зграї.

Однак існує і взаємодопомога, що сприяє виживанню окремих особин, наприклад у пінгвінів. Але в цьому випадку відзначається пасивна конкуренція і гострішими стають інші форми боротьби.

Міжвидова боротьба йде між особинами різних видів. Наприклад, один вид використовує інший в якості джерела їжі (хижак — жертва, паразит — хазяїн). Гостра конкуренція йде між видами, які займають одну екологічну нішу. Це може іноді призводити до витіснення одного виду іншим з даної території. Наприклад, конкуренція різних хижаків в одному лісі, пригнічення бур'янистими рослинами культурних, боротьба за їжу між двома видами щурів — сірим і чорним.

Боротьба з несприятливими умовами середовища — тиск, який відчуває організм з боку неживої природи (посуха, висока або низька температура, повінь і т. д.). В умовах, що виживають більш пристосовані особини, а також ті, які краще і швидше адаптуються до умов, що

змінюються. Сплячка, анабіоз, листопад, зміна забарвлення і густоти вовни, освіта колючок замість листя – всі ці пристосування спрямовані на виживання особи і виду в цілому. Боротьба з абіотичними факторами загострює міжвидову та внутрішньовидову боротьбу.

Природний відбір - рушійна сила еволюції

Природний відбір – це процес, спрямований на переважне виживання більш пристосованих і знищення менш пристосованих організмів. Більш пристосовані особини мають можливість залишити потомство. Матеріалом для відбору служать індивідуальні спадкові зміни. Шкідливі зміни знижують плодючість і виживання особин, корисні – накопичуються в популяції. Відбір завжди має спрямований характер: він зберігає ті зміни, які найбільше відповідають умовам навколишнього середовища, підвищують плодючість особин.

Відбір може бути індивідуальним, спрямованим на збереження одиничних особин з ознаками, що забезпечують успіх у боротьбі за існування в межах популяції. Він може бути і груповим, що закріплює сприятливі для групи ознаки.

І. І. Шмальгаузен визначив форми природного відбору.

1. *Стабілізуючий* – спрямований на підтримку середньої норми реакції ознаки проти особин із крайніми, що відхиляються, ознаками. Відбір діє в постійних умовах середовища, консервативний, спрямований на збереження основних ознак виду в незмінності.

2. *Рушійний* – призводить до закріплення ознак, що відхиляються. Відбір діє в мінливих умовах середовища, призводить до зміни середньої норми реакції, еволюції виду.

3. *Дісруптивний, що розриває*, – спрямований на підтримку особин із крайніми ознаками і знищення особин із середніми ознаками. Діє в умовах, що змінюються, призводить до розколу єдиної популяції й утворення двох нових популяцій із протилежними ознаками. Відбір може призвести до появи нових популяцій та видів. Наприклад, популяції безкрилих і крилатих форм комах.

Будь-яка форма відбору відбувається не випадково, діє через збереження і накопичення корисних ознак. Відбір йде тим успішніше для виду, чим більше спектр мінливості і більше різноманітність генотипів.

7.3 Пристосованість організмів та її відносний характер

Пристосованість – відносна доцільність будови і функцій організму, що є результатом природного відбору, що усуває непристосованих особин. Ознаки виникають в результаті мутацій. Якщо вони

підвищують життєздатність організму, його плодючість, дозволяють розширити ареал, то такі ознаки "підхоплюються" відбором, закріплюються у потомстві і стають пристосуваннями.

Види пристосувань

Форма тіла тварин дозволяє їм легко пересуватися у відповідному середовищі, робить організми малопомітними серед предметів. Наприклад, обтічна форма тіла риб, наявність довгих кінцівок у коника.

Маскування – набуття подібності організму з яким-небудь предметом навколишнього середовища, наприклад, схожість із сухим листом або корою дерев крил метелика. Форма тіла палочника робить його непомітним серед сучків рослин. Риба-голка не видна серед водоростей. Протекційне забарвлення приховує організм у навколишньому середовищі, робить його непомітним. Наприклад, біле забарвлення у зайця, зелене – у коника. Розчленувальне забарвлення – чергування світлих і темних смуг на тілі створює ілюзію світлотіні, розмиває контури тварини(зебри, тигри).

Застережливе забарвлення вказує на наявність отруйних речовин або спеціальних органів захисту, на небезпеку організму для хижака (оси, змії, сонечка).

Мімікрія – наслідування менш захищеного організму одного виду більш захищеного організму іншого виду (або предметів середовища), що оберігає його від винищення (мухи, подібні до ос, неотруйні змії).

Пристосувальна поведінка у тварин – це загрозна поза, попереджає і відлякує ворога, завмирання, турбота про потомство, запасання корму, споруда гнізда, нори. Поведінка тварин спрямована на захист і збереження від ворогів і шкідливих впливів факторів середовища.

У рослин також виробилися пристосування: колючки захищають від поїдання; яскраве забарвлення квіток приваблює комах-запилювачів; різний час дозрівання пилку і сем'язчатків перешкоджає самозапиленню; різноманітність плодів сприяє поширенню насіння.

Всі пристосування мають відносний характер, оскільки діють у певних умовах, до яких адаптований організм. При зміні умов пристосування можуть не захистити організм від загибелі, а отже, ознаки перестають бути пристосувальними. Вузька спеціалізація може стати причиною загибелі в умовах, що змінилися.

Причина виникнення пристосувань полягає в тому, що організми, які не відповідають даним умовам, гинуть і не залишають потомства. Організми, які вижили в боротьбі за існування, мають можливість передати свій генотип і закріпити його в поколіннях.

7.4 Видоутворення

Мікроеволюція – еволюційний процес, що протікає всередині виду, що веде до його зміни і виникнення нового виду. Процес видоутворення починається в популяціях, тому популяція є елементарною еволюційною структурою.

В ідеальних популяціях діє закон Харді–Вайнберга.

Закон Харді–Вайнберга, або закон генетичної рівноваги – одна з основ популяційної генетики. Закон описує розподіл генів у популяції за наступних умов:

- у популяції відбувається вільне схрещування;
- у популяції відсутня міграція (як вхідна, так і вихідна);
- у популяції відсутні випадкові мутації.

У разі виконання цих умов відносна частота особин, що є носіями кожного з алелів деякого гена, буде лишатись постійною та незмінною з покоління в покоління; іншими словами, за таких умов дрейф генів відсутній.

Математично закон описується таким чином: Нехай в популяції наявний ген, що має два алелі, – А та а. Тоді у особин цієї популяції можуть траплятись такі комбінації даних алелів: АА, аа та Аа. Якщо позначити через р та q частоту, з якою зустрічаються індивідууми з алелями А та а відповідно, то, згідно із законом Харді – Вайнберга,

$$p^2 + 2pq + q^2 = 100\%$$

де p^2 – частота, з якою зустрічаються носії генотипу АА, $2pq$ – генотипів Аа та аА, а q^2 – з генотипом аа. Ці частоти, у разі дотримання вищезазначених умов, будуть сталими із покоління в покоління, незалежно від зміни кількості індивідуумів в популяції й від того, наскільки великі або малі значення р та q.

Цей принцип був сформульований в 1908 році незалежно англійським математиком Г. Х. Гарді та німецьким лікарем В. Вайнбергом.

Цей закон являє собою модель, використовуючи яку можна кількісно визначати зміни в розподілі генів у популяції, викликані,

наприклад, мутаціями або міграцією. Інакше кажучи, цей закон є *теоретичним критерієм* для виміру змін у розподілі генів.

Однак у реальних популяціях умови ідеальної популяції не виконуються. С. С. Четвериков встановив, що мутаційний процес у популяціях йде постійно, але мутації в основному рецесивні і приховані в гетерозиготі. При зовнішній фенотипичній однорідності спостерігається генотипична неоднорідність популяції. С. С. Четвериков зробив висновок про насиченість мутаціями природних популяцій, що є прихованим резервом спадкової мінливості та призводить до порушення генетичної рівноваги. Випадкова ненаправлена зміна частот алелей в популяції отримала назву дрейфу генів.

У природних умовах спостерігається періодичне коливання чисельності особин, що пов'язано із сезонними явищами, кліматичними змінами, стихійними лихами і т. д.

Колівання чисельності особин у популяції називається популяційними хвилями. Їх вперше виявив С. С. Четвериков.

Популяційні хвилі – одна з причин дрейфу генів, який викликає такі явища: зростання генетичної однорідності (гомозиготності) популяції; концентрацію рідкісних алелей; збереження алелей, що знижують життєздатність особин; зміну генофонду в різних популяціях. Всі ці явища ведуть до еволюційних перетворень генетичної структури популяції, а в подальшому – і до зміни виду.

Способи видоутворення

Важливим фактором еволюції є ізоляція, що призводить до розбіжності ознак у межах одного виду і запобігає схрещуванню особин. Ізоляція може бути географічною та екологічною, звідси виділяють два способи видоутворення.

Географічне видоутворення – нові форми організмів виникають за рахунок розриву ареалу та просторової ізоляції. У кожній ізолюваній популяції внаслідок дрейфу генів і відбору змінюється генофонд. Далі настає репродуктивна ізоляція, що веде до утворення нових видів.

Причинами розриву ареалу можуть бути горотворення, льодовики, утворення річок та інші геологічні процеси. Наприклад, різні види модрин, сосен, австралійських папуг утворилися в результаті розриву ареалу.

Екологічне видоутворення – спосіб видоутворення, при якому нові форми займають різні екологічні ніші в межах одного ареалу. Ізоляція відбувається за рахунок неспівпадання часу і місця схрещування, поведінки тварин, пристосування до різних запилювачів у

рослин, використання різної їжі і т. д. Наприклад, види севанської форелі мають різні місця нересту, види лютиків пристосовані до життя в різних умовах.

Географічне й екологічне видоутворення йде за схемою: відокремлення популяції — накопичення мутацій — ізоляція — дивергенція ознак — утворення підвиду — репродуктивна ізоляція — утворення виду.

Це процеси дуже тривалі. Рушійною силою видоутворення є рушійний і дизруптивний природний відбір.

7.5 Макроеволюція

Макроеволюція — надвидова еволюція, в результаті якої формуються більш великі таксони (сімейства, загони, класи, типи). Вона не має специфічних механізмів і здійснюється аналогічно до механізмів мікроеволюції. Макроеволюція відбувається в історично величезні проміжки часу і є недоступною для безпосереднього вивчення і спостереження. О. М. Северцов та І. І. Шмальгаузен встановили два головних напрямки еволюційного процесу: *біологічний прогрес і біологічний регрес*.

Біологічний прогрес характеризується розширенням ареалу; збільшенням чисельності виду; утворенням нових популяцій і систематичних одиниць; переважанням народжуваності над смертністю. Наприклад, ареал зайця-русака розширився і утворилося 20 нових підвидів. Висока чисельність круглих черв'яків, особливо паразитичних форм.

Біологічний регрес характеризується звуженням ареалу; зменшенням чисельності виду; скороченням числа популяцій і зменшенням систематичних одиниць; переважанням смертності над народжуваністю.

Це призводить до скорочення числа видів у роді, числа родів у сімействі (іноді до одного), сімейств у загоні (до одного) і т. д. Частина видів, родів, сімейств вимирають повністю; наприклад, зниження чисельності хвощів і плавунів. На межі вимирання знаходиться уссурійський тигр.

Шляхи досягнення біологічного прогресу. (Встановлено О. М. Северцовим і пов'язані зі всілякими перетвореннями в будові організмів).

Ароморфоз — арогенез, або морфофізіологічний прогрес, що супроводжується великими змінами в будові організмів, підвищенням рівня їх організації. Ароморфози носять загальний характер і не

є пристосувальними до спеціальних умов. Вони дають можливість освоїти нові місця проживання, розширити ареал. У результаті ароморфозів виникли такі великі таксони, як типи і класи.

Ідіоадаптація – алогенез, що супроводжується набуттям організмом окремих (поодиноких) пристосувань до умов середовища, місця проживання без зміни рівня організації. Відбувається освоєння нових середовищ життя. Виникаючі зміни носять пристосувальний характер, іноді вузьку спеціалізацію до конкретної умові. У результаті відбувається дивергенція ознак всередині однієї систематичної групи і утворюються дрібніші таксони: види, сімейства, заго-ни. В особин різних таксономічних груп може спостерігатися конве-ргенція – сходження ознак в результаті пристосування різних орга-нізмів до одних і тих же умов проживання (метелики і птиці, кити і риби). Так виникають аналогічні органи.

Іноді має місце незалежний розвиток подібних ознак у близь-коспоріднених груп організмів – *паралелізм*. Наприклад, розвиток ласт у ластоногих (моржів і тюленів).

Загальна дегенерація – морфофізіологічний регрес, що супро-воджується спрощенням організації, зникненням деяких органів або систем органів. Дегенерація пов'язана з переходом до паразитично-го або сидячого способу життя. Наприклад, втрати коренів і листя у рослини-паразита берізки, органів травлення у стрічкових черв'я-ків, редукція хорди в асцидії. У результаті вузької спеціалізації з'яв-ляються поодинокі пристосування – присоски, гачки і т. д.

Правила еволюції

1. Еволюція необоротна. Будь-яка систематична група не може повернутися до вихідного прашура. Іноді виникають атавізми, але вони поодинокі. Земноводні не можуть знову дати початок риbam, від яких вони виникли у процесі еволюції.

2. Еволюція прогресивна і спрямована на розвиток пристосу-вань до будь-яких умов існування.

3. Кожне підвищення рівня організації – ароморфоз– супро-воджується окремими пристосуваннями – ідіоадаптацією, в особ-ливих випадках – дегенерацією.

7.6 Розвиток життя на Землі

Поділ історії Землі на ери і періоди. В історії Землі виділяють п'ять ер (табл.); тривалість кожної з них – десятки і навіть сотні мі-льйонів років. Ери поділяють на періоди. Вік і тривалість ер та пері-одів визначені за допомогою “уранового годинника”, тобто за роз-

падом радіоактивних елементів у пробах гірських порід. Цей процес відбувається зі сталою швидкістю, незалежно від жодних умов. Встановлено, що через кожні 100 млн років з 1 кг урану залишається 985 г й утворюється 13 г свинцю і 2 г гелію. За співвідношенням мас цих елементів можна визначити вік гірської породи.

| Ера та її тривалість, млн років | Період та його тривалість, млн років |
|---|---|
| Кайнозойська (ера нового життя) 67 | Антропоген 1,5—2 |
| | Неоген 25 |
| | Палеоген 41 |
| Мезозойська (ера середнього життя) 173 | Крейдовий 70 |
| | Юрський 58 |
| | Тріасовий 45 |
| Палеозойська (ера давнього життя) 330 | Пермський 45 |
| | Кам'яновугільний 55—75 |
| | Девонський 50—70 |
| | Силурійський 30 |
| | Ордовицький 60 |
| Кембрійський 70—80 | |
| Протерозойська (ера раннього життя) 2000 | |
| Архейська (найдав- ніша ера в історії земної кори) 900—1800 | |

Походження життя на Землі. Найбільш аргументована теорія походження життя на Землі розроблена російським ученим О. І. Опаріним та англійським – Д. Холдейном. Вона ґрунтується на тому, що до складу первинної атмосфери входили H_2O , CO_2 , CO , H_2S , NH_3 , CH_4 та інші речовини і температура її була високою. Коли температура поверхні Землі стала нижчою за $100\text{ }^\circ\text{C}$, пішли зливи. Вода заповнювала западини поверхні землі, утворювались моря й океани, в яких розчинялися різні речовини атмосфери. Досить висока температура води первісного океану і значна концентрація перелічених вище сполук були сприятливими для синтезу складних високомолекулярних органічних речовин. У синтезі цих речовин важливу роль відігравали енергія електричних розрядів, ультрафіолетове випромінювання та розпечені вулканічні викиди.

Первісний океан поступово наповнювався все складнішими і складнішими органічними полімерними сполуками – вуглеводами, амінокислотами, азотистими основами тощо. Із них абіогенним шляхом формувались первинні білки, нуклеїнові кислоти.

Правомірність абіогенного синтезу органічних сполук підтверджена численними експериментами. Абіогенним шляхом синтезовано аденін, піримідин, рибозу, дезоксирибозу, АДФ, полісахариди і полінуклеотиди.

Таким був перший етап виникнення життя на Землі. Другим етапом став процес концентрування органічних речовин у “поживному бульйоні”, що супроводжувався утворенням коацерватних краплин, а далі – багатомолекулярних систем найпростішої організації – “пробіонтів”, до складу яких входили поліпептидно-ліпоїдно-полінуклеотидні комплекси. Коацерватні краплини були здатні вибірково адсорбувати речовини з навколишнього середовища і за рахунок цього “рости”, подрібнюватися й утворювати “дочірні” краплини.

На думку О. І. Опаріна і Д. Холдейна, між коацерватними краплинами йшов добіологічний природний “добір”, який був спрямований на вдосконалення молекул білків і нуклеїнових кислот, виникнення процесів матричного синтезу. В результаті такого добору утворювалися білково-нуклеїново-ліпоїдні системи, які характеризувалися упорядкованим обміном речовин і самовідтворенням. Тривала еволюція хімічних процесів, яку вчені розглядали як третій етап виникнення життя на Землі, спричинила перетворення окремих коацерватних краплин на перші примітивні живі істоти, які вступили в біологічний природний добір і започаткували органічний світ Землі.

Серед гіпотез біогенетичного виникнення життя (біогенезу) слід назвати гіпотезу панспермії, яку сформулював шведський фізик С. Арреніус, а розвинув український учений В. І. Вернадський. Суть цієї гіпотези ґрунтується на припущенні, що організми позаземного походження занесені на Землю з космосу з метеоритами та космічним пилом. На сьогодні немає достовірних підтверджень позаземного виникнення мікроорганізмів, хоча їх і знайшли на метеоритах, тобто вони мають значну стійкість до космічного випромінювання. Можливо, це й так, але не знімається запитання: а як же там виникло життя?

Розвиток життя в архейську еру. Життя зародилось в архейську еру. Оскільки перші живі організми ще не мали жодних скелетних утворів, від них майже нічого не залишилось у викопних рештках.

Проте наявність серед архейських відкладів порід органічного походження – вапняків, мармуру, графіту та інших – підтверджує існування в цю еру примітивних живих організмів. Такими були одноклітинні доядерні організми (прокаріоти): бактерії й синьозелені водорості.

Життя у воді було можливим завдяки тому, що вода захищала організми від згубної дії ультрафіолетового випромінювання.

В архейську еру в еволюції органічного світу відбулися чотири великі ароморфози: з'явилися еукаріоти, сформувався фотосинтез, виникли статевий процес і багатоклітинні організми. Поява еукаріотів пов'язана з утворенням клітин, які містять справжнє ядро (із хромосомами) і мітохондрії. Тільки такі клітини здатні ділитися мітотично, що забезпечує їх стабільність і передачу генетичної інформації. Це стало передумовою виникнення статевого процесу.

Перші мешканці нашої планети були гетеротрофними і живились за рахунок органічних речовин абіогенного походження, розчинених у первісному океані. Прогресивний розвиток первісних живих організмів забезпечив появу нового ароморфозу в розвитку життя: виникнення автотрофних організмів, які для синтезу органічних сполук із простих неорганічних використовували сонячну енергію. Цілком зрозуміло, що хлорофіл виник не відразу. Спочатку з'явилися простіше побудовані пігменти, які забезпечували синтез органічної речовини з неорганічних компонентів. Із цих пігментів утворився, мабуть, хлорофіл.

З часом органічні речовини, які утворилися в первісному океані абіогенним шляхом, почали вичерпуватись. З появою автотрофних організмів, насамперед зелених рослин, став можливим синтез органічних речовин з неорганічних сполук, завдяки використанню сонячної енергії (космічна роль рослин), а отже, існування і подальший розвиток життя.

З виникненням фотосинтезу відбулася дивергенція органічного світу в двох напрямках, які відрізнялися способом живлення (автотрофні та гетеротрофні організми). Завдяки появі автотрофних фотосинтезуючих організмів вода й атмосфера почали збагачуватися на вільний кисень. Це стало передумовою появи аеробних організмів, здатних до ефективнішого використання енергії у процесі життєдіяльності. Нагромадження кисню зумовило утворення у верхніх шарах атмосфери озонового екрана, який не пропускав згубного для життя ультрафіолетового випромінювання.

Це забезпечило можливість виходу життя на суходіл. Поява фотосинтезуючих рослин, у свою чергу, забезпечила можливість існування і прогресивного розвитку гетеротрофних організмів.

Виникнення статевого процесу зумовило появу комбінативної мінливості. І, нарешті, в цю еру від колоніальних джгутикових утворилися багатоклітинні організми. Виникнення статевого процесу і багатоклітинних організмів стало фундаментом для подальшого прогресивного еволюційного розвитку.

Розвиток життя у протерозойську еру. У протерозойську еру життя існувало також переважно в морі. Однак панували вже не прокаріоти, а зелені водорості (еукаріоти).

У них з'являється розчленування тіла, що забезпечувало більшу поверхню всмоктування. Рештки фауни цієї пори нечисленні, але відомо, що вже тоді існували всі типи безхребетних. Важливим ароморфозом розвитку тіла тварин була поява двобічної симетрії. З нею пов'язані диференціювання тіла на передню і задню частини, спинний і черевний боки. На передній частині зосереджуються органи чуття, нервові вузли, а у тварин, що мають вищу організацію, — головний мозок. У цю еру в результаті ідіоадаптивних змін від найдавніших багатоклітинних організмів, що вели повзаючий спосіб життя і тому мали двобічну симетрію, виникли плоскі та круглі черви.

Внаслідок нових ароморфозів та ідіоадаптацій від потомків найдавніших тварин, що мали двобічну симетрію, виникли молюски і кільчасті черви. Споріднені з кільчастими червами членистоногі. Від найдавніших тварин із двобічною симетрією виникли також голкошкірі й хордові, що мають низку подібних ознак, які виявляються в характері розвитку та утворення скелета, будові шкіри і відрізняються за цими ознаками від інших типів тварин. У протерозої з'явилися і найдавніші хордові — безчерепні. Представником цих організмів у сучасній фауні є ланцетник.

На суходолі у вологих місцях могли існувати бактерії, синьо-зелені водорості, одноклітинні тварини. Вони були першими ґрунтоутворювачами.

Розвиток життя в палеозойську еру. На початку ери в кембрійський період життя все ще існувало у воді.

Значно поширились великі багатоклітинні бурі й зелені водорості. В силурійський, а можливо, ще в ордовицький або кембрійський період у деяких популяціях зелених водоростей, які мешкали у водоймах, що періодично пересихали, в результаті ароморфозу сформувались тканини, які вперше виникли у наземних рослин — пси-

лофітів. Псилофіти – збірна назва. Ці рослини мали невеликі розміри (не більше півметра), стеблоподібну наземну частину і кореневище, від якого відходили ризоїди. Деякі з них були ще дуже схожими на водорості, а інші вже мали ознаки, які зближували їх із мохоподібними і папоротеподібними рослинами. Рослини могли існувати на суходолі, оскільки бактерії, синьозелені водорості, одноклітинні тварини уже сформували тонкий шар ґрунту. В цей час з'явилися і гриби, життєдіяльність яких сприяла ґрунтоутворенню.

У морях кембрійського, ордовицького, силурійського періодів жили найпростіші, губки, кишковопорожнинні, членистоногі, молюски, голкошкірі, нижчі хордові. В силурійський період з'явилися найпримітивніші хребетні – круглороті. У них ще не було щелеп, але, внаслідок ароморфозу, виникли череп і хребці. У девонський період досягли розквіту щиткові, що належали до класу круглоротих.

У риб, внаслідок ароморфозу, утворився щелепний апарат, що дав їм змогу активно полювати, захоплювати здобич. Це сприяло підвищенню рівня організації нервової системи, органів чуття, вдосконаленню інстинктів.

Серед сучасної фауни найближчими до цих найдавніших риб є акули і скати. З'явилися і кистепері риби. Нечисленних представників цих риб виявлено в Індійському океані біля берегів Африки. Кистепері риби, які населяли прісні водойми в девонський період, зробили важливий крок в еволюції тварин – вийшли на суходіл. Першими наземними хребетними були найдавніші земноводні стегоцефали – потомки кистеперих риб. Скелет плавців кистеперих гомологічний скелету п'ятипалої кінцівки. У стегоцефалів, як і в сучасних земноводних, яйця і личинки могли розвиватися лише у воді, тому ці тварини змушені були жити поблизу водойм.

У девонський період важливий ароморфоз відбувся і в рослин: розвинувся спеціальний апарат для всмоктування мінеральних розчинів (корінь), як основний орган асиміляції вуглекислого газу сформувались пагони. Таким чином відбулося диференціювання тіла рослини на пагін і корінь. Першими листостебловими рослинами були мохи. Спорідненість мохів із водоростями і псилофітами виявляється в тому, що їхня протонема подібна до зелених водоростей, замість коренів вони мають ризоїди, запліднення відбувається у водному середовищі. В девонський період від псилофітів виникли вищі спорові: плауни, хвощі, папороті. В них утворилися добре сформовані корені, але для розмноження їм необхідна вода, в якій розміщуються статеві клітини.

Клімат наступного, кам'яновугільного періоду, був теплим, вологим, атмосфера містила велику кількість вуглекислого газу. Це сприяло бурхливому розвитку папоротеподібних – це був період їхнього розквіту. Деякі хвощі досягали 30-метрової висоти.

Розвиток наземної рослинності сприяв формуванню ґрунту, з решток рослин того періоду утворилося кам'яне вугілля. В ньому ніби законсервувалась значна частина вуглекислого газу атмосфери. В результаті інтенсивного фотосинтезу, який відбувався в зелених рослинах, атмосфера збагачувалась на кисень. Внаслідок зміни хімічного складу атмосфери з'явилась можливість заселення суходолу тваринами.

У рослинному світі відбувся ще один ароморфоз – з'явилися насінні папороті. В насінні нагромаджувались поживні речовини, воно мало оболонку, яка захищала його від несприятливих умов. Насінним рослинам для запліднення насінини вода не потрібна, що дало їм змогу завоювати суходіл.

Клімат кам'яновугільного періоду сприяв також розквіту земноводних (стегоцефалів). На суходолі ворогів у них ще не було, а численні черви і членистоногі, особливо павукоподібні й комахи, були для земноводних відмінним кормом. Внаслідок дивергенції та ідіоадаптацій з'явилось багато видів стегоцефалів, деякі з них досягали гігантських розмірів (до 47 м завдовжки).

Наприкінці кам'яновугільного й особливо в пермський період клімат змінився, став сухим. Це призвело до масового вимирання папоротеподібних і земноводних. Ті ж особини, які вижили у більш вологих місцях, дали початок земноводним і папоротеподібним невеликих розмірів. Від стегоцефалів виникли не лише земноводні, а й плазуни.

Походження плазунів пов'язане з ароморфозами, що забезпечували розмноження на суходолі: внутрішнє запліднення, запас поживних речовин в яйці, вкритому щільною оболонкою, яка захищала його від висихання. Під час розвитку зародка всередині яйця нагромаджувалась рідина, в якій зародок знаходився як в акваріумі, відбувається формування зародка. Це дало змогу плазунам завоювати всі середовища існування: суходіл, повітря і повторно оселитися у воді. Прогресу плазунів сприяв розвиток рогового покриву, який захищав від висихання, досконаліший розвиток легень, кровоносної системи, кінцівок, головного мозку. Все це дає підстави визнати плазунів першими справжніми наземними хребетними.

У пермський період від насінних папоротей виникли голонасінні рослини, які значно поширились на суходолі, оскільки з'явився новий спосіб запліднення, не пов'язаний з водою, а формування насінини давало змогу зародкам рослин тривалий час витримувати несприятливі умови. Внаслідок цього насінні рослини змогли оселятись не лише на вологих узбережжях, а й проникати у глибину материків.

Розвиток життя в мезозойську еру

Початок мезозойської ери – тріасовий і юрський періоди – був часом розквіту і панування плазунів. Деякі з них досягали гігантських розмірів і мали масу тіла до 20 т. Були серед них як рослиноїдні, так і м'ясоїдні. Однак ще в пермський період з'явилися звірозубі плазуни – предки ссавців. Перші ссавці (однопрохідні та сумчасті) відомі з тріасового періоду. Тоді ж виникли справжні костисті риби і псевдозухії – плазуни, які пересувалися лише на задніх кінцівках. Псевдозухій вважають предками птахів. Першоптах – археоптерикс – з'явився в юрський період та існував ще й у крейдовий період.

Прогресивний розвиток дихальної та кровоносної систем птахів і ссавців забезпечив теплокровність цих тварин, послабив їх залежність від температури навколишнього середовища, що сприяло розселенню їх по всіх географічних широтах.

Справжні птахи і вищі ссавці з'явилися у крейдовий період. Вони швидко посіли панівне положення серед хордових. Цьому сприяли також розвиток нервової системи, виникнення умовних рефлексів, виховання потомства, а у ссавців – живородіння і вигодовування малят молоком. Прогресивною була і диференціація зубів у ссавців, що стало передумовою вживання різноманітної їжі.

Завдяки дивергенції та ідіоадаптаціям з'явилися численні ряди, роди та види ссавців і птахів.

Наприкінці мезозою у крейдовий період від голонасінних виникли покритонасінні, що пов'язано з новим ароморфозом – появою квітки. Вона добре захищає насінину, яка розвивається у зав'язі, від несприятливих факторів.

У результаті дивергенції у відділі покритонасінних сформувались два класи рослин: однодольні та дводольні, а внаслідок ідіоадаптацій у цих класах виробилися різноманітні пристосування до запилення.

Наприкінці мезозою з'явилися перші плацентарні ссавці (комахоїдні). У зв'язку із сухістю клімату розпочалося масове вимирання голонасінних, а оскільки вони були кормом для багатьох плазунів, то це призвело до вимирання і плазунів.

Розвиток життя в кайнозойську еру

В кайнозойську еру сформувались сучасні материки.

Покритонасінні значно поширились по суходолу у всіх кліматичних зонах, завоювали водне середовище і нині посідають панівні місця. Проте голонасінні і спорові рослини не зникли, а продовжували дивергентно розвиватися. Численні види цих рослин існують і нині.

Серед безхребетних панівне місце посідають комахи, яких відомо близько 1 млн видів. Еволюція комах пов'язана з ароморфозами: появою трахейної системи дихання, яка забезпечувала інтенсивний обмін речовин; виникненням членистості кінцівок і посмугованої мускулатури, яка забезпечувала високу рухливість; розвитком хітинового покриву, який захищав тіло від несприятливих умов і був зовнішнім скелетом; розвитком нервової системи та органів чуття. Все це забезпечило поширення комах у всіх середовищах існування, життя в яких спричинило різноманітні ідіоадаптивні зміни комах (в будові ротових органів, кінцівок тощо).

Серед хребетних панівне місце посідають птахи і ссавці. Стала температура їхнього тіла дала змогу розселитися практично в усіх широтах. При цьому птахи займають переважно повітряний простір, а ссавці ведуть наземний спосіб життя. Еволюція хребетних була пов'язана з поступовим, від класу до класу, вдосконаленням усіх систем: видільної, кровоносної, нервової. Найбільшого розвитку ці системи досягли в класах птахів і ссавців. Внаслідок ідіоадаптацій вони пристосувались до життя в різних середовищах існування.

Панівне становище покритонасінних, комах, птахів і ссавців тісно взаємопов'язане. Рослини – їжа для тварин; комахи – запилювачі багатьох квіткових рослин; птахи і ссавці сприяють їхньому розселенню.

Завдяки дивергенції у класі ссавців утворились численні ряди. Від предків, близьких до комахоїдних, виникли примати. В антропогені сформувалися сучасний клімат, сучасні види рослин і тварин, з'явилась людина.

7.7 Походження людини

У глибоку давнину висловлювались думки про те, що людина може походити від якихось тварин: ведмедів (у Північній Америці), людиноподібних мавп (в Індонезії) тощо. У XIX ст. деякі вчені, зокрема Бюффон, Ламарк, звернули увагу на подібність людиноподібних мавп і людини, але вони підкреслювали духовні здібності людини, які, на їхню думку, могли мати тільки божественне походжен-

ня. І лише Ч. Дарвін у книзі “Походження людини і статевий добір” (1871) спробував довести походження людини від мавпоподібних предків шляхом послідовних змін у результаті добору. Проте в цій праці Ч. Дарвіна було враховано в основному біологічні фактори, які визначали еволюцію людини. Соціальні фактори згодом розкрив Ф. Енгельс у праці “Роль праці у процесі перетворення мавпи на людину” (1876).

Ч. Дарвін навів багато фактів, що підтверджували походження людини від тварин, які пізніше були доповнені працями багатьох учених.

1. Дані порівняльної анатомії та фізіології людини і тварин довели подібність людини і ссавців як у загальному плані, так і в багатьох деталях. Порівнянням скелета і мускулатури людини і таких тварин, як собака, кінь, мавпа, було знайдено кістки і м’язи, які відрізнялися від людських лише за розмірами і деякими деталями. Дивовижною є подібність і внутрішніх органів – серця, легенів, органів травлення людини і тварин, а також ембріонального розвитку, вигодовування малят молоком і т. д. Усіх ссавців можна розмістити в один ряд від простіших до складніших. Наприкінці цього ряду найдосконалішою за будовою, найуніверсальнішою за можливостями виявиться людина, а найближчими до неї в цьому ряду будуть людиноподібні мавпи. Останні дуже подібні до людини і за біохімічними показниками. Так, у шимпанзе, як і в людини, чотири групи крові, і людську кров відповідної групи можна переливати шимпанзе. Цитологічним аналізом встановлено, що структура хромосом шимпанзе багато в чому подібна до структури хромосом людини; диплоїдний набір хромосом у клітинах шимпанзе становить 48 (у людини 46), а диплоїдний набір хромосом у клітинах інших мавп становить 54–78. Людиноподібні мавпи можуть хворіти на ті самі хвороби, що й людина, – тиф, сифіліс.

В організмі людини є рудиментарні органи, які не пов’язані з виконанням певних істотних функцій. Водночас аналогічні органи у тварин виконують важливі функції. Таких практично “некорисних” органів у людини близько 90: м’язи вушної раковини, третя повіка, м’язи пухового волосся, куприк, третій кутній зуб, червоподібний відросток сліпої кишки – апендикс та ін. Все це свідчить про те, що далеким предкам людини перелічені органи були потрібні так само, як вони нині потрібні сучасним тваринам. Проте зі зміною умов життя для людини вони втратили своє значення.

2. Про походження людини від тварин свідчать і факти, що належать до ембріології. У своєму розвитку зародок людини прохо-

дять такі самі етапи, як і зародки інших хребетних тварин. На ранньому етапі ембріогенезу (3–5 тижнів) зародок людини схожий на зародок інших хребетних: у нього закладаються зяброві щілини (як у риб), є хвіст, серце у вигляді трубки. В пізніші періоди ембріогенезу (до 6-го місяця) зародок людини вкритий волоссям. Іноді ці ознаки, що характеризують зародок тварин, зберігаються у дитини в постембріональний період. Тоді дитина народжується з атавізмами (повернення до предків) – вкрита густим волоссяним покривом, із хвостом. Такого прояву атавізму, як хвіст, інколи позбавляються оперативним шляхом.

Усі ці факти підтверджують велику подібність будови організмів і фізіології людини та людиноподібних мавп. Проте зрозуміло, що ні горили, ні шимпанзе не є прямими предками людини, насамперед тому, що вони її сучасники. Наука доводить, що люди і сучасні людиноподібні мавпи виникли від спільних предків, які жили в далекому минулому.

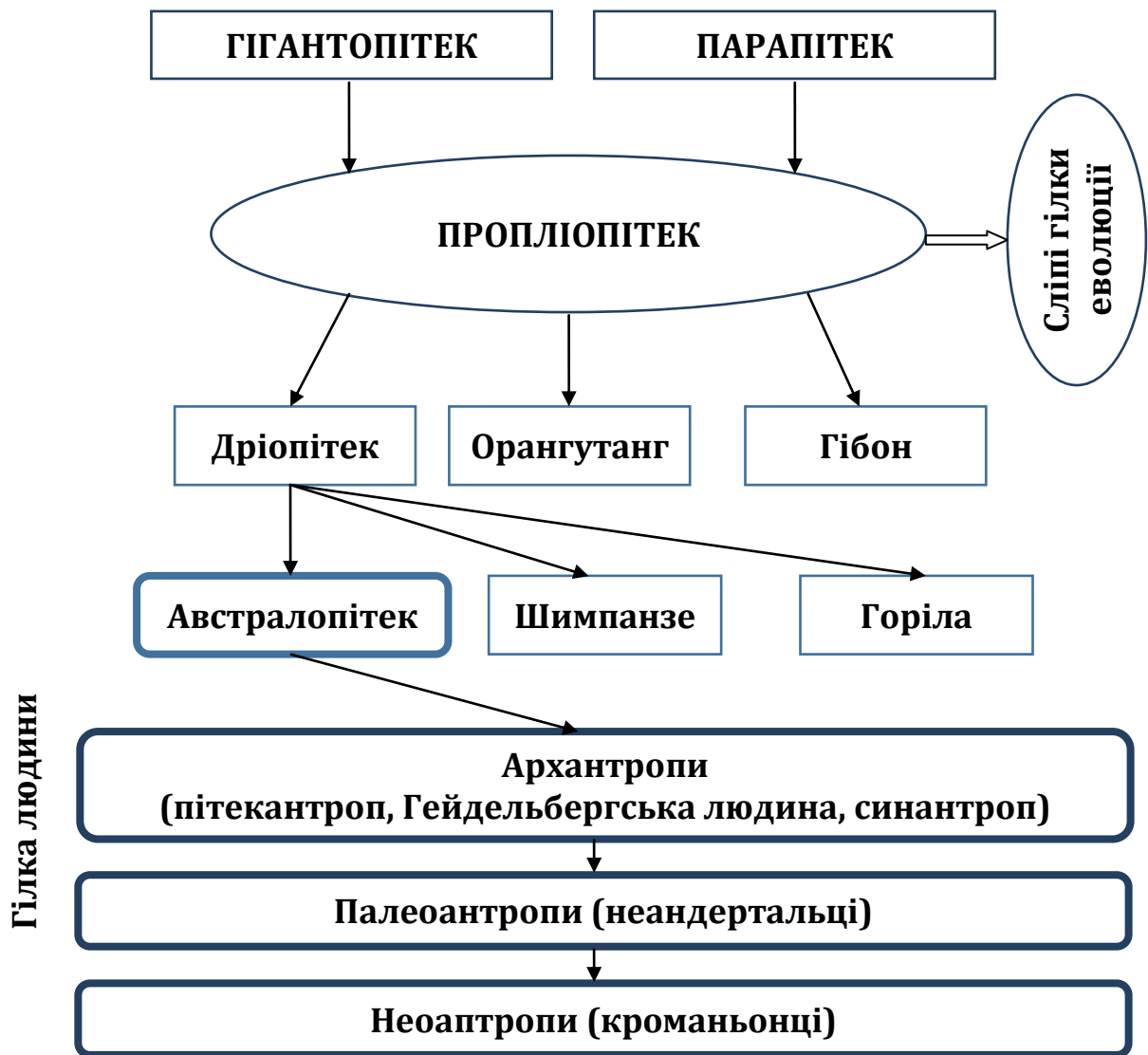
Істотною морфофізіологічною відмінною людини від людиноподібних мавп є об'єм головного мозку. У людини він становить у середньому 1400–1600 см³, а в мавп – до 600 см³. Площа поверхні півкуль переднього мозку у людини становить у середньому 1250 см², а в людиноподібних мавп – у 3,5–4 рази менше. Найважливішою якісною особливістю людини як біологічного виду є її здатність до праці.

Особливості сучасної людини не могли виробитися лише під впливом факторів еволюції (мінливість, спадковість, природний добір).

Ці фактори відігравали важливу роль тільки на перших етапах антропогенезу. Згодом провідну роль почали відігравати соціальні фактори: суспільна праця і членороздільна мова.

Праця розпочинається з виготовлення знарядь праці. Це стало можливим у результаті переходу людиноподібних предків людини до прямоходіння і звільнення передніх кінцівок від функції підтримання і пересування тіла.

На перших етапах антропогенезу руки наших предків могли виконати лише найпростіші дії – схопити палицю, кинути камінь тощо. Це можуть робити і нинішні мавпи, але при цьому вони однаковою мірою використовують як передні, так і задні кінцівки. У предків людини, які переважно використовували передні кінцівки, виникали і поступово поглиблювались зміни в їхній будові. Це виявилось насамперед у тому, що великий палець почав протистояти іншим. Зміни в будові руки сприяли появі можливостей виготовлення простих знарядь праці.



Поступово виготовлене знаряддя праці вдосконалювалось все з більшою швидкістю. Одночасно і рука людини, яка створювала знаряддя, набувала дедалі більшої спритності та гнучкості. Одночасно з розвитком руки розвивався й ускладнювався головний мозок предків людини, оскільки перш ніж створити найпростішу кам'яну сокиру, необхідно було її собі уявити, створити її образ.

Людиноподібні предки людей жили стадами, тому праця із самого початку мала суспільний характер. Перші знаряддя праці використовувались для полювання і захисту. Колективне полювання і захист сприяли згуртуванню людського суспільства. Велику роль відіграли використання вогню та одомашнення тварин.

З виникненням суспільства у процесі еволюції людини настав момент, коли вона з біологічної істоти перетворилася на істоту соціальну. При цьому, не втративши своєї біологічної природи, людина почала підкорятися законам нової форми руху матерії – соціальної.

На кожному етапі історичного розвитку суспільства виробництво необхідних для життя людини знарядь праці, а також житла, одягу, їжі має свої особливості. Проте загальна тенденція полягає в тому, що в міру розвитку суспільства знаряддя праці вдосконалюються – від примітивних кам'яних сокир до дуже складних сучасних механізмів. Однак на всіх етапах виробництво мало суспільний характер. У ньому брала участь більшість людей, воно включало два види відносин – людини до природи (продуктивні сили) і людей між собою (виробничі відносини). Отже, економічні закони суспільного життя зумовлюють соціальний прогрес людства, а він, у свою чергу, по-різному впливає на особистість людини.

У міру розвитку людське суспільство все більше впливає на навколишнє середовище. Взаємодія людини і середовища її життя нині є важливою екологічною проблемою. Бурхливий розвиток виробництва досяг такої стадії, коли реальною стала загроза існуванню людини як біологічного виду внаслідок виснаження природних ресурсів і небезпечного для життя забруднення середовища. Тільки термінові заходи стосовно раціонального використання природних ресурсів та ведення народного господарства допоможуть вирішити ці проблеми.

Основні етапи еволюції людини. Людина і сучасні людиноподібні мавпи подібні між собою не лише за своїми морфологічними і фізіологічними особливостями, а й є близькими родичами. Вони утворюють дві різні гілки одного стовбура, тобто походять від одного спільного предка.

Контрольні запитання та завдання

1. Розкрийте еволюційні гіпотези Е. Дарвіна та Ж.Б. Ламарка.
2. Поясніть, чому популяція є одиницею еволюції?
3. Поняття про мікро-, макроеволюцію та видоутворення.
4. Які вам відомі шляхи досягнення біологічного прогресу?
5. Розкрийте геологічну історію Землі.
6. Вкажіть основні еволюційні події в різні ери.
7. Як і коли з'явилося життя на Землі?
8. Які ароморфози відбулися в еволюції органічного світу в архейську еру?
9. З якими ароморфозами пов'язане виникнення земноводних?
10. Перелічіть ароморфози, які зумовили появу плазунів.
11. Назвіть ароморфози, які зумовили появу ссавців.
12. Чим пояснюють одночасний розквіт комах, птахів і ссавців?

13. Наведіть підтвердження походження людини від тварин.
14. Які найважливіші рушійні фактори антропогенезу?
15. Наведіть відмінні та подібні ознаки людини та людиноподібної мавпи.

РОЗДІЛ 8 ПРИНЦИПИ КЛАСИФІКАЦІЇ ОРГАНІЗМІВ

8.1 Підходи до класифікації тварин

1. *Систематика тварин* – це розділ систематики, яка вивчає різноманітність тваринних організмів та класифікує їх на групи. Основи систематики тварин були закладені у праці К. Ліннея "Система природи" (1735). Найзагальнішими принципами класифікації тварин є наступні.

Сучасна система живого світу створена для впорядкування інформації про живі об'єкти і оптимізацію її пошуку. Таксони, які входять до її складу, об'єднуються у групи залежно від ступеня їх споріднення, яке пояснюється на основі дивергенції у процесі еволюції.

Типологічна класифікація виникла першою і, як правило, була основана на застосуванні візуально помітних ознак. Поглиблені дослідження показали, що вона не завжди відображає споріднені взаємини, а велика кількість таксонів у сучасній біоті ускладнюють її застосування.

Структурно-рівнева класифікація основана на розподілі біоти відповідно до рівня організації та способу харчування. Оскільки від локалізації в системі структурно-рівневої організації залежить роль у біогеоценозах, подібна класифікації становить інтерес для екологічних досліджень.

У сучасних умовах особливої актуальності набуває міжнародна номенклатура, яка є основою для пошуку даних у будь-якій системі зберігання інформації (включаючи Internet). Тому спеціаліст повинен вміти читати латинською назви і знати назви вищих таксонів живого світу.

Для класифікації тварин застосовують такі основні систематичні категорії: царство, тип, клас, ряд, сімейство, рід і вид.

Найменшою одиницею класифікації є вид – сукупність особин, які мають спільні спадкові особливості будови й життєвих функцій,

здатні до вільного схрещування, дають плідне потомство та займають певну територію існування – ареал.

Найбільшою одиницею класифікації тварин є царство.

Об'єднання таксонів нижчого порядку в систематичні одиниці вищого порядку ґрунтується не тільки на подібності будови та життєвих функцій, а й на історичній спорідненості, тобто походженні від спільного пращура. Система організмів, основана на спільності походження, має назву природної, а системи, побудовані лише на підставі подібності й без урахування ступеня спорідненості, – штучні.

У систематиці окремих груп тварин уживають ще й допоміжні категорії з префіксами під- і над- (наприклад, підцарство Одноклітинні, надклас Риби).

Кожен вид тварин має свою наукову назву, яка складається з двох слів, тобто бінарну номенклатуру. Бінарна номенклатура – подвійна назва виду, перше слово якої вказує на родову належність, а друге – на видову (наприклад, собака свійський, ведмідь бурий).

Нині відомо близько 2 млн видів тварин, і ця цифра збільшується, оскільки вчені щороку описують тисячі нових видів. Тварин можна поділяти на групи за різними ознаками. За споживанням їжі тварини поділяють на рослиноїдних (олені, антилопи та ін.), м'ясоїдних (тигри, куниці, вовки та ін.) та всеїдних (ведмідь бурий). За кількістю клітин тварини поділяються на одноклітинні, тіло яких складається з однієї клітини (амеба-протей, інфузорія-туфелька та ін.); колоніальні, тіло яких складається з групи однакових клітин, що сполучаються між собою (вольвокс, евдоріна, корали); багатоклітинні, побудовані з великої кількості клітин, які мають різну будову і функції та можуть утворювати органи і системи органів (кишквопорожнинні, черви та ін.). Багатоклітинні тварини, у свою чергу, поділяються на групи:

а) *за кількістю зародкових листків:*

■ двошарові – тварини, у яких під час зародкового розвитку тіло утворюється з двох зародкових листків: ектодерми та ентодерми (губки, кишквопорожнинні);

■ тришарові – тварини, тіло яких утворюється з трьох зародкових листків: ектодерми, ентодерми та мезодерми (решта типів);

б) *за симетрією тіла:*

■ променевосиметричні – тварини, через тіло яких можна провести кілька площин симетрії (губки, кишковопорожнинні);

■ двобічносиметричні, або білатеральні – тварини, через тіло яких можна провести лише одну площину, яка поділяє їхній організм на дві частини, що дзеркально відбивають одна одну (решта багатоклітинних); деякі двобічносиметричні тварини у зв'язку з особливостями способу життя втрачають двобічну симетрію тіла (черевоні молюски, голкошкірі); двобічносиметричні тварини за способом утворення рота в період ембріонального розвитку поділяють на первиннороті (плоскі й кільчасті черви, молюски, членистоногі) та вториннороті (голкошкірі, хордові).

в) за типом порожнини тіла:

■ первиннопорожнинні – тварини, в яких проміжки між органами не вистилаються одношаровим епітелієм (круглі черви);

■ вториннопорожнинні, або целомічні – тварини, в яких проміжки між органами вистилаються власним епітелієм (кільчасті черви, голкошкірі, хордові);

■ змішанопорожнинні – тварини, у яких вторинна порожнина тіла зливається із залишками первинної, утворюючи змішану порожнину – міксоцель (членистоногі).

До царства Тварини входить понад 20 типів, які об'єднують у два підцарства – Одноклітинні та Багатоклітинні.

Основні групи тварин

ЦАРСТВО ТВАРИН (ANIMALIA)

Підцарство 1. Одноклітинні

Тип Саркодзгугутиконосці

Тип Лабіринтули

Тип Апікомплексів

Тип Мікроспоридії

Тип Асцетоспорові

Тип Міксоспоридії

Тип Інфузорії

Підцарство 2. Багатоклітинні

Група Двошарові або Променевосиметричні
Тип Губки
Тип Кишковопорожнинні
Група Тришарові або Двобічносиметричні
Тип Плоскі черви
Тип Круглі черви
Тип Кільчасті черви
Тип Немертини
Тип Молюски
Тип Членистоногі
Тип Голкошкірі
Тип Хордові

Отже, дослідженням різноманітності тварин займається систематика тварин, яка використовує певні систематичні одиниці та класифікує тварин, визначаючи місце видів у системі тваринного світу.

8.2 Характеристика типу хордові

Усі тварини, що належать до типу Хордові, мають спільні ознаки будови:

головна опора тіла – хорда, яка тягнеться уздовж усього тіла;

на спинному боці над хордою проходить нервова трубка;

м'язи розміщуються по боках тіла у вигляді тяжів;

внутрішні органи (кишечник, який відкривається на передньому кінці тіла ротом і закінчується анальним отвором, травні залози, серце, нирки і статеві органи) містяться в порожнині тіла під осьовим скелетом.

Хордові – це найвисокоорганізованіші представники царства Тварини. Розвинена нервова система хордових тварин забезпечує певну розумову діяльність і складну поведінку, яка у високорозвинених тварин виявляється в піклуванні про потомство, утворенні родинних угруповань, в яких особини одного виду об'єднані певними взаємовідносинами.

Вони пересуваються найшвидше від усіх тварин, тому спроможні легко добувати їжу й уникати небезпеки. Завдяки досконалій системі внутрішніх органів представники типу Хордові пристосова-

лися до різноманітних середовищ існування: на землі, під землею, у воді.

Не випадково серед багатоклітинних тварин єдиними жителями Антарктиди (континенту, де температура повітря не буває вищою від +1 °С) є саме хордові – птахи та ссавці.

Головною ознакою досконалості хордових тварин є наявність внутрішнього осьового скелета, який забезпечує організму надійну опору, захист і одночасно легкість. Хордові позбавлені необхідності носити важкий панцир, тому вони мають змогу нарощувати масу м'язів, розвивати системи внутрішніх органів і, найголовніше, – нервову систему, яка керує всіма життєвими процесами.

Збільшення розмірів головного мозку допомагає хордовим тваринам не лише швидко реагувати на зміни в навколишньому середовищі, тікати від ворогів або добувати їжу, а й засвоювати уроки життя.

Завдяки легкості скелета, а також його здатності рости протягом усього життя навіть найменші хордові тварини стають велетами порівняно з найчисленнішою групою безхребетних тварин – комахами. Пічкурі й карасі, миші й жаби, маленькі ящірки й найдрібніші пташки – колібрі порівняно із середніми за розмірами комахами співвідносяться навіть не як слон і людина, а як велетенський динозавр і людина.

Тип Хордові поділяють на два підтипи: підтип Безчерепні та підтип Хребетні.

Підтип Безчерепні. Клас Головохордові.

Головохордові – це невеликі морські тварини, скелет яких складає гнучка хрящова хорда – спинна струна, а нервова система представлена нервовою трубкою. Головного мозку і черепа головохордові не мають. Представник – Ланцетник. Ланцетник живе на дні моря на глибині 30–40 м, зарившись у пісок так, що видно лише передній кінець тіла. Живиться він мікроскопічними організмами, водоростями і найпростішими, яких втягує до рота з водою. Ланцетник активний уночі, а яскравого світла уникає.

Різнманітність головохордових

До підтипу головохордові належить лише кілька десятків видів тварин, що живуть у прибережній зоні морів та океанів. Головохордові ведуть переважно придонний спосіб життя, тільки окрема група ланцетників живе в товщі води.

Головохордові – це найпримітивніші хордові тварини, скелет яких складається лише з хорди. Вони мають примітивну нервову си-

стему, недорозвинені органи чуття, їх видільна система побудована за тим самим принципом, що й у кільчастих червів.

Підтип Хребетні. До підтипу Хребетні належать декілька класів найбільш високоорганізованих тварин.

8.3 Загальна характеристика хребетних

Основні ознаки: активний спосіб життя; захоплення їжі ротом; розвинені органи чуття і зору; досконалий головний мозок і органи руху; черепна коробка та рухомий вісцеральний скелет із хребцями і ребрами для захисту внутрішніх органів. Серце і нирки.

Особливості зовнішньої морфо-анатомії

Форма тіла – різноманітна (витягнута, сплющена тощо).

Відділи тіла: голова (caput), тулуб (corpus), хвіст (cauda), спинний та хвостові плавці (pinnae), шия (collum) і кінцівки (membra poda).

Шкірні покриви виконують функції – дихання, секреторну (залозами), захисну, випаровування води, терморегуляції, утворення вітаміну D. Формуються похідні шкіри – роги, копита, нігті, кігті, молочні й пахучі залози та органи чуття тощо.

Шкіра включає два основні шари – епідерміс і коріум (derma). Епідерміс (epidermis) хребетних є багат шаровим, коріум розвивається з мезодерми, а епідерміс – з ектодерми. Перший дає початок плакоїдним і кістковим лусочкам риб та рогам оленя, а епідерміс – роговим лусочкам плазунів, пір'ю птахів і волосяному покриву ссавців.

Внутрішня морфо-анатомія і фізіологія організму

Скелет тварин (skeleton) – череп, осьовий та пояси кінцівок.

Осьовий: хорда (chorda), хребет (columna vertebralis) та хребці (vertebra), а у риб скелет тулуба і хвоста. У наземних хребетних осьовий скелет поділяється на: шийний, грудний, спинний, крижовий і хвостовий відділи. Грудина (sternum) з'єднана з ребрами (costa) і формується грудна клітка (thorax).

Череп (cranium) включає черепну коробку та вісцеральний відділ.

У зародків під головним мозком черепна коробка складається з двох пар хрящів (задня – паракордалій; передня – трабекула), які утворюють череп із боковими слуховими і нюховими капсулами.

Вісцеральна частина черепа включає: вісцеральні дуги, які поділяються у риб на щелепні, під'язикові і зяброві, котрі потім зростаються або редукують у наземних. Залишається нижня зубна кістка.

Скелет парних кінцівок і непарних у риb (радіалії та базалії). Парні передні й задні кріпляться відповідно до плечового поясу – лопатка – *scapula*, коракоїд – *coracoideum*, прокоракоїд – *procoracoideum*, ключиця – *clavicula*, і тазового поясу – клубова – *illium*, сіднична – *ischium*, лобкова – *pubis*.

М'язова система поділяється на соматичну (тіла) міомерно-міосептного типу і вісцеральну (органи, м'язи щелеп, зябер, кишечника) та гладкі й поперечно-смугасті м'язи.

Нервова система. Центральна нервова система включає головний (*cephalon*) та спинний (*medula spinalis*) мозок, периферійна – сегментні нерви і симпатична – 2 великі нерви з вузлами уздовж хребта.

Головний мозок (*cephalon* – *cerebrum*) включає відділи: передній (*telencephalon*), що має дві півкулі і два шлуночки; проміжний (*diencephalon*) та 3-й шлуночок; середній (*mesencephalon*) та сильвіїв водопровід; мозочок (*cerebellum*), 4-й шлуночок; довгастий (*myelencephalon*) з ромбоподібною ямкою; епіфіз (*epiphysis*), розміщений зверху, а гіпофіз (*hypophysis*) – знизу проміжного. У різних хребетних 10 – 12 пар головних нервів. Передній мозок має нюхові доли (*lobus olfactorius*), від яких відходять перші нюхові нерви (*nervus olfactorius*), а від боків проміжного – другі зорові (*nervus opticus*).

Спинний мозок (*medula spinalis*) – зовні біла, а в середині сіра речовина з нервовими клітинами.

Органи чуття поділяються на шкірні (розкидані по шкірі); бічна лінія у міног та риb (*linea lateralis*); парні слуху (внутрішнє вперше у земноводних з ендолімфою та кристалами вуглекислого Ca); внутрішнє і середнє (*auris media*) з ендолімфою, що включає стременце (*stapes*), ковалдечко (*tincus*), молоточок; зовнішнє (раковина, слухова трубка і барабанна перетинка).

Органи зору включають: око (*oculus*); капсулу – склеру (*sclera*); рогівку (*cornea*); кришталік (*lens*). Із середини склера покрита трьома оболонками – судинна (*membrane chorioidea*), пігментна (*tapetum nigrum*), сітківка (*retina*), райдужина (*iris*); палички і колбочки.

У риb звичайне світлосприйняття, у земноводних та плазунів є верхні й нижні та миготлива повіки. У птахів моно- та бінокулярний зір, а у ссавців – повіки і зіниця.

Органи нюху та смаку подані двома зовнішніми ніздрями (*nares*) і внутрішніми хоанами та Якобсонів орган (плазуни – *Vomeronasale*).

Система травлення складається із травної трубки і двох травних залоз, зокрема: ротовий отвір (*oralis*); язик (*lingua*); піднебіння (*palatinum*); зуби (*dentes*); залози (*glandula*); глотка (*pharynx*); стра-

вохід (oesophagus); шлунок (gaster); підшлункова залоза (pancreas); печінка (hepar); кишечник (duodenum) – передній, середній або товстий (colon), пряма кишка (rectum); клоака (cloaca) і анус (anus).

Органи дихання. У водних зябра (branchii), куди відносяться – ланцетник, риби, окремі земноводні та земноводні на личинковій стадії, а у наземних легені (pulmones) – земноводні, плазуни, птахи, ссавці. Останні з ароморфозом елементарні дольки легень (альвеоли). У птахів має місце подвійне дихання (легеневе з легeneвими мішками) і подвійним окисненням крові.

Кровоносна і лімфатична системи замкнутого типу включає: кров, плазму, сироватку, гемоглобін, еритроцити, іони Fe; велике і мале коло кровообігу, а у водних – одне коло кровообігу і кров змішана.

Система судин – аорти, артерії, артеріоли, капіляри, вени і венули.

Серце (cor) – пульсуюче двокамерне у риб; трикамерне у земноводних і плазунів; чотирикамерне у крокодилів, птахів і ссавців; передсердя (atrium) і шлуночки (ventriculus cordes). Має місце холоднокровність (пойкілотермія) (риби, земноводні, плазуни) і теплокровність (птахи, ссавці).

Селезінка (lien) як кровотворний орган має велике значення, а лімфатична система (лімфатичні судини та залози), утворює лейкоцити і доповнює кровоносну систему.

Органи виділення включають парні нирки (renes) і парні сечоводи (ureteres), що впадають у сечовий міхур (vesica urinaria) або клоаку. У дорослих тварин органом виділення є метанефрос (metanephros).

Еволюція системи виділення. Типи систем виділення: нефрос – асцидія; мезонефридії – мінога, риби, земноводні; метанефридії – тулубні або тазові нирки (плазуни, птахи, ссавці).

У земноводних і плазунів сечоводи впадають не у сечовий міхур, а у клоаку, тоді як у птахів сечовий міхур відсутній.

Порожнини тіла. Хребетні – вторинно порожнинні, і порожнина вкрита епітеліальною оболонкою – очеревиною (peritoneum). Подвійний листок очеревини, на якому підвішені внутрішні органи, називається мезентерій (mesenterium), а кишечника – брижою. Серце знаходиться у навколосерцевій сумці (pericardium).

Статеві органи. Самці мають: асцидії та ланцетника – гонади; риб – сім'яники, сім'япроводи і копулятивний орган у хрящових риб; плазунів – сім'яники, сім'япроводи, копулятивний орган; птахів –

сім'яники, сім'япроводи, копулятивний орган у гусеподібних; ссавців - сім'яники (testes), сім'япроводи (ductus deferens), простата (prostata) і копулятивний орган (penis).

Самки мають: гонади (гермафродити); багато (26 пар у ланцетника); у вищих звірів – парні яєчники (ovarium) і непарний лівий – у птахів; яйцепроводи (oviductus); матки (двороздільна, подвійна, дво рога і проста); плацента (хоріальна, дольчата, зональна і дискоїдна).

Органи внутрішньої секреції (залози): щитовидна, підшлункова, зобна (thymus), гіпофіз, наднирники, які продукують гормони та ферменти.

8.4 Клас Ссавці

Ссавці – це хордові хребетні теплокровні тварини, для яких є характерне вигодовування малят молоком. Цей клас налічує близько 5000 (в Україні – понад 100) видів. Серед усіх хребетних ссавці є найбільш високоорганізованими тваринами, які в наш час зайняли панівне положення у тваринному світі. Рисами прогресивної організації ссавців є наявність волосяного покриву, різноманітних залоз у шкірі; розташування кінцівок під тулубом; диференціація зубів і наявність у них коренів; поява легень альвеолярної будови та діафрагми; удосконалення органів чуттів; розвиток зародка в організмі матері, вигодовування малят молоком та ін. Розміри ссавців коливаються від 3,8 см і маси 1,5 г у землерийки-білозубки до 33 м і 150 т ваги у синього кита. Наука, яка вивчає ссавців, називається *теріологією* (мамаліологією).

Відділи тіла – голова, шия, тулуб, хвіст. Передні та задні п'ятипалі кінцівки розташовані під тулубом, завдяки чому тіло підняте над землею. Зовнішній вигляд ссавців дуже різноманітний і тісно пов'язаний з умовами середовища та способом життя. За способом життя виділяють наземні, риючі (підземні), водяні та літаючі форми ссавців. Більшість видів – це наземні тварини, поширені майже скрізь на суходолі.

Покриви тіла – шкіра міцна, еластична, характеризується значною товщиною. Епідерміс дає різноманітні похідні: шкірні залози, волосяний покрив (остьове і пухове волосся та його видозміни: вібриси, щетину, голки), кігті, нігті, копита, рогові утвори, луску тощо. Волосяний покрив недовговічний і періодично замінюється на новий під час линяння. У шкірі ссавців виробляються пігменти, що зумовлюють забарвлення як її самої, так і волосяного покриву. Під шкірою багатьох ссавців утворюється прошарок жиру.

Особливості внутрішньої будови та процесів життєдіяльності ссавців. Опора здійснюється за допомогою скелета, який загалом нагадує скелет плазунів, однак має ряд відмінностей:

Череп кістковий з великим об'ємом мозкового відділу, кістки якого зростаються швами. У лицьовому відділі значного розвитку досягають щелепні кістки. З'єднання нижньої щелепи з черепною коробкою є безпосереднім і рухомим. Наявні диференційовані зуби (різці, ікла, малі й великі кутні зуби), які містяться у спеціальних лунках щелеп. Розвивається кісткове піднебіння, яке додатково зміцнює стінки ротової та носової порожнин і розмежовує їх, що дає змогу дихати під час пережовування їжі.

Хребет чітко розчленований на відділи і складається із хребців, які мають плоскі зчленовані поверхні: шийний (7 хребців) майже у всіх ссавців (перші 2 – атлант і епістрофей), грудний (12 хребців), поперековий (6 хребців, несуть рудиментарні ребра і з'єднані рухомо), крижовий (3–4 хребці утворюють крижову кістку) і хвостовий (кількість хребців мінлива).

Грудна клітка утворена грудними хребцями, 12 парами ребер і грудиною.

Рух – за участю кінцівок, пристосованих до певного способу життя. Мускулатура добре розвинена і дуже диференційована, із м'язів – найбільш сильні жувальні, м'язи спини і кінцівок. Характерною ознакою ссавців є наявність куполоподібного м'яза – діафрагми.

Травлення відбувається у травній системі, яка характеризується більшою складністю порівняно з іншими хребетними: передротова порожнина, диференційовані зуби, шлунок у деяких багатокамерний, довгий і диференційований кишечник тощо. Зуби, їх будова і кількість у різних груп ссавців є важливою систематичною ознакою. До складу зубів входять дентин, емаль і цемент, і вони міцно сидять у лунках щелеп – альвеолах.

Дихання здійснюється дихальною системою такої будови:

парні легені альвеолярної будови (площа їх поверхні перевищує поверхню шкіри в 50–100 разів);

дихальні шляхи ускладнюються: носова порожнина, носоглотка, гортань з голосовими зв'язками, трахея, бронхи, які розгалужуються в легенях до бронхіол і альвеол;

є діафрагма, яка розмежовує дві частини порожнини тіла – грудну та черевну. Транспортування речовин – за участю замкненої, як і у всіх хребетних, кровоносної системи: чотирикамерне серце, 2 кола кровообігу (ліва дуга аорти від лівого шлуночка), кров не змі-

шується (об'єм крові до 9,5%, киснева ємність до 24%, еритроцити без'ядерні).

Теплокровність (гомойотермність) обумовлена тим, що кров не змішується і сталість температури тіла забезпечується досконалими механізмами хімічної та фізичної терморегуляції на різних рівнях організації.

Виділення здійснюється видільною системою, яка складається з парних тазових нирок – сечоводів – сечового міхура – сечовидільного каналу (сечівника). Основний продукт азотистого обміну – сечовина. В екскреції беруть участь також потові залози шкіри, дихальна і травна системи.

Регуляція процесів здійснюється нервовою системою, яка відрізняється високою складністю. У головному мозку – п'ять відділів, серед яких особливо розвинені великі півкулі з корою, площа якої збільшується за рахунок звивин і борозн. Відношення ваги півкуль переднього мозку до ваги всіх інших відділів мозку у ссавців становить приблизно 10 : 1. Дуже прогресує мозочок. Від головного мозку відходить 12 пар черепно-мозкових нервів.

Подразливість відбувається за участю органів чуттів, які досягли значного ускладнення. У летючих мишей, землерийок, мишовидних гризунів, ластоногих і китоподібних є звукова ехолокація.

Розмноження – статеве з явищами роздільностатевості, статевого диморфізму, внутрішнім заплідненням. Статеві органи та статеві протоки парні, розвинені парувальні органи. Верхній відділ яйцеводів має назву фаллопієвої труби, за ними ідуть розширені відділи – матки, які відкриваються в непарну в більшості звірів піхву. Матка – м'язовий порожнистий орган статевої системи, у якому відбувається розвиток зародка.

Розвиток відбувається в матці, де формується плацента, яка забезпечує взаємозв'язок плода з організмом матері (у яйцекладних – немає, у сумчастих – недорозвинута). Утворюються зародкові оболонки – амніон, сероза, алантоїс. Жовтковий мішок, на відміну від інших хребетних, швидко зникає. Живородіння. Вигодовування малят молоком. Турбота про потомство у ссавців виражена добре, однак виявляється по-різному.

Вищі звірі – група справжніх ссавців, у яких вже добре розвинені матка із плацентою. У цих тварин є зуби, які змінюються (молочні й постійні), клоаки немає, яйцеклітини дуже дрібні (0,05–0,2 мм), без жовтка і білкової оболонки, молочні залози відкриваються

на сосках, розташованих на черевній частині тіла. Плацентарні представлені 17 рядами сучасних тварин.

Примати – це група плацентарних ссавців, представники якої мають добре розвинені п'ятипалі хапальні кінцівки. Тіло у більшості вкрите волосняним покривом. Це денні тварини, живуть переважно стадами, на пальцях мають нігті, великий палець протиставлений іншим. Сильно розвинений головний мозок, що викликано підвищеною активністю цих тварин, а також різноманітністю функцій передніх кінцівок. Потомство нечисленне, розвинена турбота про нього. З органів чуттів добре розвинені очі зі стереоскопічним кольоровим зором та органи слуху. Сучасних приматів описано близько 200 видів, що групуються у два підряди і 12 родин.

Підряд Напівмаври – з родинами Тупайєподібні, Лемуриди, Довгоп'яти, Руконіжкові.

Підряд Маври поділяється на групи: надродина Маври широконосі з родинами ігрункоподібні, Ціпкохвості маври, та надродина Маври вузьконосі з родинами Мавроподібні (макаки, павіани, мандрили, носачі, мартишки), Маври людиноподібні (гібони, орангутана, шимпанзе, горили), люди.

Контрольні запитання та завдання

1. Які основні категорії застосовуються для систематики тварин?
2. На які групи поділяються багатоклітинні організми?
3. Охарактеризуйте тип хордових.
4. Перерахуйте основні ознаки хребетних.
5. Які особливості зовнішньої та внутрішньої будови і процесів життєдіяльності ссавців вам відомі?

РОЗДІЛ 9 ПОНЯТТЯ ПРО АНТРОПОГЕНЕЗ

9.1 Еволюційні попередники людей

Місце людини у природі

За критеріями зоологічної систематики, всі сучасні люди належать до одного біологічного виду (або навіть підвиду) – “людини розумної” (*Homo sapiens*, або *Homo sapiens sapiens*). Цей вид розглядається як сукупність поліморфних популяцій, які вільно змішуються між собою і дають плодюче потомство. Що ж до людських рас, то вони перебувають на однаковому рівні біологічного розвитку, розрізняючись між собою лише за другорядними ознаками.

Вид *Homo sapiens* входить до роду людина (*Homo*), який включає також викопних людей – палеоантропів, або неандертальців, та неоантропів, або верхньопалеолітичних людей. Зауважимо, що нині палеоантропів часто розглядають не як окремий вид, а лише підвид – людина розумна неандертальська виду *Homo sapiens*. Разом з іншими викопними людьми (архантропами), котрі належать до роду пітекантропів та викопними прямоходячими мавпами – австралопітеками – рід *Homo* складає родину гомінідів, представникам якої властиві великий мозок, випрямлене положення тіла і двонога ходьба, наявність рухливої, придатної до тонких маніпуляцій кисті з великим пальцем, що різко протиставляється іншим. Родина гомінідів та антропоморфні, тобто людиноподібні, мавпи (шимпанзе, горили, орангутани та гібони) входять до надродина гоміноїдів підзагону людиноподібних – Антропоїдів (іноді термін “антропоїди” вживають у вузькому значенні – лише стосовно людиноподібних мавп) – загоно приматів, який належить до класу ссавців, типу хордових, царства тварин.

Людина – суспільна істота, наділена свідомістю. Вона характеризується вертикальним положенням тіла, двоногою ходьбою, високорозвинутою рукою, великим головним мозком і вмінням виготовляти різноманітні знаряддя. Це дає людині підстави займати найвищий щабель історично-еволюційного розвитку органічного світу. Однак вона не посідає якоесь відокремлене місце у природі. Всі наведені ознаки виду *Homo sapiens* є своєрідним завершенням еволюційних тенденцій, властивих загонові приматів (від лат. *primus* – перший), який включає приблизно 200 видів нижчих і вищих мавп Старого і Нового Світу, напівмавп (лемурів) та довгоп’ятів.

Більшості приматів притаманні відносно великий головний мозок зі скроневою ділянкою, з розвинутішим зоровим і менш розвинутим нюхальним відділами; п'ятипальцеві хапальні кінцівки з нігтями на пальцях, здатність великого (першого) пальця протиставлятися решті; наявність ключиць і кісткової стінки або напівкільця збоку орбіти; належність зубів до різних класів; проста форма шлунка; наявність пари молочних залоз на грудях. Примати народжують здебільшого одного, рідше – двох чи трьох дитинчат. Живуть вони на деревах, стрибаючи, лазячи чи бігаючи по гілках.

За цими морфологічними ознаками найближчими до людини є людиноподібні мавпи – шимпанзе та горили, що мешкають в Африці, орангутани і меншою мірою гібони, які живуть у Південно-Східній Азії.

Характерною особливістю всіх вищих тварин є церебралізація (від лат. *cerebrum* – головний мозок), тобто збільшення маси мозку відносно маси тіла. Що ж до приматів, то в них церебралізація супроводжувалася прогресивними змінами філогенетично нової кори головного мозку – неокортексу, а саме: неухильно збільшувалася “питома вага” найновіших ділянок в області нижньої тім'яної, лобової та скроневої долей; розвивалися об'ємно-просторово-оптичне сприйняття об'єктів і здатність синтезувати отриману інформацію. У мозку вищих приматів, передусім шимпанзе, вже з'явилися окремі структурні утворення, які в людей пов'язані зі складними психічними функціями (концептуальне мислення, членороздільна мова, трудова діяльність). Властиві приматам прогресивні перетворення в будові мозку (прискорений розвиток нових полів, збільшення запільної кількості нейронів, ускладнення структури неокортексу тощо) значно посилилися після появи перших представників роду *Номо* і набули логічного завершення в неоантропів людей сучасного фізичного типу.

Важливою біологічною передумовою розвитку суто людського способу локомоції (прямоходіння) була властива більшості приматів здатність сидіти, висіти або стрибати, підтримуючи тіло у більш-менш випрямленому положенні. В них простежується тенденція до зміцнення крижово-клубових зчленувань, до зменшення кількості докрижових хребців і збільшення крижових сегментів, що дуже важливо при вертикальній ході. Загалом за будовою всіх відділів скелета, включно з черепом, людина схожа з африканськими людиноподібними мавпами – шимпанзе і горилами. Ця схожість виявляється навіть у будові внутрішньої структури кісток.

Основою формування руки людини стали п'ятипальцеві хапальні кисті приматів, на яких поступово розвивалося протиставлення великого пальця. Еволюційні перетворення в будові верхньої кінцівки в решті-решт привели до появи властивого лише в *Homo sapiens* “точного” затискання, коли кінці всіх пальців можуть сходитися в одній точці. Завдяки цій рисі людина здатна до тонкого маніпулювання різними об'єктами.

Дослідження останніх десятиліть виявили велику схожість між людьми та африканськими людиноподібними мавпами (особливо шимпанзе) також і за молекулярними, біохімічними та імунологічними характеристиками. Так, гомологічні (відповідні) локуси ДНК людини та шимпанзе, за даними американських учених Д. Кона, Б. Хойера та інших, збігаються на 95–97% ; вони дуже близькі між собою за амінокислотною послідовністю білкових молекул, багатьма групами крові (системами АВО, MN, Rh ін.) тощо. Загалом, за даними молекулярної генетики, шимпанзе та горила більш схожі з людьми, ніж зі своїми азійськими родичами – орангутанами і особливо гібонами. З іншого боку, орангутани та гібони ближчі до людей та африканських понгідів (людиноподібних мавп), ніж до нижчих мавп.

З послідовним розвитком еволюційних тенденцій у загоні приматів пов'язано також багато важливих показників репродуктивної функції та життєдіяльності людини: збільшення терміну вагітності, пізніші строки статевого дозрівання, подовження тривалості дитинства. Наприклад, термін вагітності у напівмавп становить 2–5 місяців, у макак, павіанів – 5–6, у шимпанзе – 8, у людини – 9. Зауважимо, що шимпанзе максимально наближаються до людей і за іншими показниками: перша вагітність у самиць має місце здебільшого в 10 років, самиця вигодовує дитинча протягом 2–3 років, воно тримається біля матері до 6–8 років. Подовження дитинства, властиве вищим приматам, мало істотне значення для формування адекватної поведінки у складно організованих спільнотах і було важливою біологічною передумовою олюднення в період засвоєння предками людини соціальної програми (О. Хрисанова).

Навіть такій суто людській сфері, як виготовлення і використання знарядь праці, передувала так звана предметна діяльність вищих приматів, тобто їхня здатність застосовувати природні предмети-посередники для вирішення певних завдань. Спостереження за шимпанзе у природних умовах показали, що вони широко використовують у різних ситуаціях палиці, камені, гілочки і т. ін. Наприклад, за допомогою гілочок вони збирають термітів, що входять до

їхнього харчового раціону; палицями руйнують гнізда деревних мурашок і видобувають мед, “каменями-молотками” та “каменями-ковадлами” розбивають тверду шкаралупу горіхів (Дж. Гудолл). Для досягнення певної споживчої мети шимпанзе можуть послідовно використати кілька предметів, тобто здатні проаналізувати зв'язок між ними. Вони дуже спостережливі і швидко запозичують один в одного нові навички “предметної” діяльності, передаючи їх від покоління до покоління. Експериментальним шляхом доведено, що шимпанзе досить легко засвоюють складні комунікативні системи: їх удалося навчити жестам американської мови для глухонімих та використанню пластмасових символів для побудови найпростіших фраз. Деякі з них виявляли здатність узагальнювати набутий досвід, вдаючись до відповідної жестикуляції в нових ситуаціях, близьких до експериментальних.

Важливою передумовою формування людського суспільства були властиві вищим приматам елементи суспільної поведінки. За спостереженнями Дж. Гудолл, шимпанзе живуть відкритими спільнотами, чисельність яких залежить від багатства харчових ресурсів, коливаючись від 33 до 9 особин. Статевовікова структура цих спільнот постійно змінюється: вони можуть складатися із самців, самиць та дітей; лише самців або лише самиць із дітьми; лише дорослих самиць та самців. Головну роль у добуванні їжі відіграють самці, в її пошуках вони іноді долають великі відстані. Знайшовши харчі, вони за допомогою звукових сигналів — голосом, грюканням чи тупотінням — повідомляють про це інших членів колективу; іноді вони діляться їжею навіть з іншими самцями. Найстійкіші зв'язки встановлюються між матір'ю, дітьми та підлітками: старші брати та сестри часто допомагають матері доглядати менших, а в разі її смерті намагаються виконувати материнські функції. Дорослі самці також мають певні батьківські обов'язки. Зустрічі між окремими групами шимпанзе супроводжуються спеціальними церемоніями: особин, які повернулися до своєї спільноти, вітають, а “чужак”, що бажає влитися в новий колектив, повинен пройти певну перевірку.

На думку вчених, перехід від життя в лісі до життя на відкритих обширах, що був важливою передумовою “олюднення” мавп, супроводжувався змінами харчового раціону: дедалі більшу роль в їхній життєдіяльності почала відігравати м'ясна їжа. Ця теза добре узгоджується з результатами етологічних спостережень. Так, характерною рисою поведінки шимпанзе у природних умовах є полювання на середніх та дрібних тварин. Іноді вони упродовж тривалого часу

(до двох годин) підстерігають і переслідують свою жертву. Цікаво, що в полюванні можуть брати участь кілька особин, які узгоджують свої дії.

Найдавніші еволюційні витоки людини

Згідно з еволюційним вченням, гоміноїди — представники надродина, яка об'єднує викопних та сучасних людей, австралопітеків (викопних прямоходячих мавп) та сучасних антропоїдів — ведуть свій родовід від спільних пращурів, які колись жили на деревах і згодом спустилися на землю. Ці передбачення *Ч. Дарвіна* та його послідовників підтвердилися палеонтологічними знахідками в тих регіонах Східної та Північної Африки, які в кінці третинного періоду були вкриті густими тропічними лісами і змішаною саванно-лісною рослинністю.

Важливе значення для реконструкції ранніх етапів еволюції мала знахідка кісткових решток так званого *єгиптопитека* в олігоценових відкладеннях поблизу Каїра (Єгипет). Це була досить примітивна мавпа, яка характеризувалася відносно невисоким рівнем церебралізації та невеликими розмірами лобної долі мозку. Водночас за ступенем розвитку зорової кори і слабкою вираженістю нюхального відділу мозок (ендокран) єгиптопитека прогресивніший, ніж у нижчих мавп.

Наступний етап еволюції пов'язують із дріопітеками, що були поширені у Старому Світі 25–10 млн років тому. Найдавніші з них — проконсули — мешкали у Східній Африці, ведучи напівназемний-напівдеревний спосіб життя. Вони добре лазили по гілках, швидко пересувалися на чотирьох кінцівках по відкритих місцинах, іноді могли ненадовго зводитися на задні лапи. Проконсули характеризувалися різко виступаючим уперед лицевим відділом і тонким шаром емалі на зубах, не пристосованих до пережовування грубої їжі. Загалом вони мало нагадували шимпанзе Консула з Лондонського зоопарку, на чю честь отримали свою видову назву.

Африканські дріопітеки, ймовірно, були предками схожих на них мавп Європи та Кавказу, які жили тут близько 19–17 млн років тому. Цікаво, що на жувальній поверхні нижніх молярів цих викопних форм уже є дуже важлива еволюційна ознака — так званий “ігрек-узор”, або “узор дріопітека”, утворений міжгорбиковими борозенками, який зберігся в сучасних антропоморфних мавп та людей.

Приблизно 14 млн років тому в Африці (Кенія), Азії (Туреччина, Індія, Китай та ін.), Європі (Греція, Угорщина) поширюється новий

різновид викопних мавп – рамапітеки, кісткові рештки котрих у 1932 р. вперше віднайшов англійський дослідник Д. Льюїс на Сивалікських пагорбах у Кашмірі (Індія). На жаль, вони представлені здебільшого лише фрагментами щелеп та зубів. Рамапітек характеризувався відносно короткою зубною дугою, яка, мабуть, мала параболічну, тобто близьку до людської, форму. На відміну від тварин, ікла рамапітеків уже не виступали із зубних рядів; проміжки між ними та різцями (діастеми) відсутні, перший премоляр складався з двох горбиків, що властиво людям. Згідно із сучасними уявленнями, ці викопні мавпи вимерли приблизно 8 млн років тому.

Ще не так давно рамапітеків часто розглядали як спільних пращурів сучасних антропоморфних мавп та людей. Припускали, що вони вже могли спускатися з дерев і пересуватися, подібно до шимпанзе та горили, опираючись на руки. Повідомлялося, що східноафриканський різновид рамапітека – *кеніапітек* – навіть виготовляв знаряддя з кістки, розщепляючи її, та вживав м'ясну їжу (*Л. Лікі*).

Більшість сучасних учених критично ставляться до думки про систематичне використання рамапітеками природних предметів. Відсутні й вірогідні палеонтологічні докази того, що вони вже перейшли до прямоходіння. Крім того, за даними порівняльно-біохімічних досліджень ДНК, гемоглобінів, білків сироватки крові, еволюція людської лінії вищих приматів тривала не більше 10 млн років. Виходячи із сучасних методів оцінки молекулярних відмінностей між окремими біологічними видами (“молекулярний годинник”), час відокремлення антропоморфних мавп від спільного з людьми еволюційного стовбура визначається різними дослідниками в таких межах: гібон – 22–18 млн років тому, орангутан – 16–13, горила – 10–8, шимпанзе – 7,7–6,3 млн. Отже, рамапітек не міг бути спільним пращуром людей та сучасних людиноподібних мавп.

Що ж стосується прямого пращура *гомінідів* – *людей та вищих мавп, які перейшли до прямоходіння*, – то він, вважають, був схожий із сучасним шимпанзе. Ця гіпотетична істота мала невеликі розміри тіла й відносно велику масу мозку. Висловлювалося кілька думок щодо її локомоції: від брахіяції, тобто пересування здебільшого за допомогою подовжених верхніх кінцівок, до деревного чи наземного четверо- або двоногого ходіння. Зубна система “спільного пращура” була адаптована до жорсткої рослинної їжі, яка переважала на відкритих просторах. Етологічні спостереження дають підстави думати, що він вів суспільний спосіб життя. Це було запорукою виживання в нових екологічних умовах: помічено, що всі члени ста-

да павіанів, навіть підлеглі, мають більшу тривалість життя, ніж одинокі особини. Припускають, що найближчі попередники гомінідів мали нахил до використання природних предметів-посередників. За даними “молекулярного годинника”, вони жили приблизно 8–6 млн років тому.

Австралопітеки є безпосередніми попередниками людей

6–4 млн років тому на земній кулі з’явилися *австралопітеки* – прямоходячі мавпи, “озброєні палицею”, що їх іноді називають також *мавполюдьми*.

Австралопітеки були першими істотами на Землі (“*мавполюдьми*”), які засвоїли прямоходіння. За будовою тазового пояса та кісток нижніх кінцівок вони значно ближчі до людей, ніж до сучасних мавп. Щоправда, ранні австралопітеки ще не могли повністю розгинати ноги в тазостегнових суглобах і пересувалися досить повільно, короткими кроками. Виявлені в Летолі (в шарі вулканічного попелу) викопні відбитки стоп свідчать про те, що прямоходіння почалося принаймні 3,8–3,6 млн років тому.

Припускають, що тіло ранніх австралопітеків було вкрите волоссям; згодом волосяний покрив зник, а натомість з’явилися пітні залози, які захищали організм від перегріву на відкритій місцевості.

Череп австралопітеків поєднував примітивні та прогресивні риси. З одного боку, він характеризувався спадистим лобом, великим валиком, що нависав над очними орбітами, випнутим уперед обличчям, плоским і широким (“мавпячим”) носом та скошеним підборіддям, з іншого – відносно меншим лицевим і більшим мозковим відділами, параболічною формою зубної дуги, “узором дріопітека” на нижніх молярах. Що ж стосується пересічного об’єму мозку, то він складав близько 520 см³. Це значно менше, ніж у сучасних людей (1450 см³), але більше, ніж у шимпанзе (345 см³) чи горили (420 см³).

Нижні кінцівки австралопітеків були довшими, ніж верхні, слугуючи виключно для пересування; верхні звільнялися для трудової діяльності.

Р. Дарт, Р. Брум, Л. Лікі, Д. Джогансон та інші дослідники розрізняли серед австралопітеків дві великі групи: *грацильних*, або ранніх, та *масивних*, або пізніх.

Грацильні австралопітеки представлені двома біологічними видами (підвидами) – *австралопітек африканський* та *австралопітек афарський*, які характеризувались невеликими розмірами та масою тіла. Так, зріст особини, сліди якої були виявлені в Летолі, ста-

новив приблизно 103 см, а знаменитої Люсі – 108 см. Загалом він, мабуть, не перевищував 120 см. Відповідно невеликою була й вага: від 25 до 40 кг. Мозок мав об'єм здебільшого 440–450 см³. Грацильні австралопітеки належали до всеїдних форм, у харчовому раціоні яких значне місце займала м'ясна їжа.

Найбільш ранні знахідки кісткових решток цієї групи гомінідів (фрагмент нижньої щелепи з Лотагама та плечова кістка з Канапої) датуються 5,5–4,5 млн років тому, але більшість із них припадає на період 4–2,9 млн років.

Серед масивних австралопітеків також розрізняють два біологічних підвиди: *австралопітека могутнього* та *австралопітека бойсового*, або *зінджантропа*. Вони визначалися вищим зростом (до 160 см), більшою вагою тіла (до 70 кг). Череп мав більші розміри, а на тім'яних кістках містився розвинений гребень, до якого прикріплювалися могутні жувальні м'язи. Корінні зуби були вкриті товстим шаром емалі, але здебільшого вони сильно стерті. Це свідчить про те, що дані істоти харчувалися переважно твердою, жорсткою їжею, зокрема зернами злаків. Масивні австралопітеки жили близько 2,5–1,5 млн років тому.

На думку більшості сучасних фахівців, подальша еволюція предків *Homo sapiens* пов'язана лише із грацильними австралопітеками. Що ж до гілки масивних австралопітеків, то вона належить до бічного, безвихідного відгалуження. Імовірною причиною вимирання цих істот була відсутність в їхньому раціоні достатньої кількості м'ясної їжі. Це не стимулювало роботу мозку і розвитку “предметної” діяльності.

Грацильні австралопітеки – безпосередні попередники людей – жили невеликими ізольованими популяціями, котрим, вочевидь, була властива плинність чоловічої та стабільність жіночої частин. Вони займалися збиранням рослинної їжі: жорстких, твердих і волокнистих зерен і плодів, їли м'ясо вбитих хижаками тварин і, можливо, самі полювали на них, використовуючи природні дерев'яні, кам'яні та кістяні предмети. На думку *Р. Дарта*, *австралопітек африканський* був творцем так званої остеодонтокератичної культури (культури кісток, зубів та рогів), однак зафіксовані ним сліди використання кісток для виконання певних операцій ще не дають підстав для окремого виділення такої археологічної культури. Припускають, що австралопітеки могли цілеспрямовано розколювати каміння. За даними *Дж. Гарріса* та *Д. Джогансона*, найдавніші у світі

кам'яні знаряддя, віднайдені на стоянці Гона в Афарській пустелі, були виготовлені 2,9–2,7 млн років тому.

Австралопітеки вели бродячий спосіб життя, часом здійснюючи досить значні переходи. Деякі з них, імовірно, перебиралися на територію Європи та Азії, де відомі близькі до них форми: *гігантопітек* у Північній Індії та *мегантроп* на о. Ява. Але основним ареалом цих прямоходячих мавп, які остаточно вимерли приблизно 850 тис. років тому, залишалась Африка.

Морфологічні особливості “людини вмілої” та її місце в еволюційній історії людства

В 1960 р. в першому, найдавнішому шарі Олдувайської ущелини, що датується 2–1,7 млн років тому, Льюїс Лікі виявив кісткові рештки гомінідів (нижню щелепу із зубами та дві тім'яні кістки жіночої особини 11–12 років; ключицю й кістки рук ще двох особин – дорослої та молоді; більшу частину кісток ноги четвертої особини) у супроводі десяти кам'яних знарядь зі слідами штучної обробки. За розмірами тіла (зріст до 120 см, вага –25–40 кг) та будовою зубів ці істоти нагадували грацильних австралопітеків, відрізняючись від них відносно великим об'ємом мозку.

Кістки стопи свідчили про те, що за локомоцією ця група гомінідів упритул наблизилася до сучасних людей, утримуючи тіло в майже цілком випрямленому положенні. Що ж до кисті, то в її будові поєднувались як мавпячі, так і людські риси. Так, за гнучкістю пальців вона нагадувала кисть тих порід мавп, які пересувались опираючись на руки. Водночас великий палець був протиставлений іншим, а нігтьові фаланги мали ознаки, які вказують на початок формування широких пальцевих подушечок і добре розвинутого дотикового апарату. Це свідчить про те, що згадані істоти були спроможні виготовляти знаряддя праці.

Можливо прадавні “олдувайці” вже мали не лише силове, а й “точне” охоплення, що давало змогу не лише виготовляти грубі знаряддя, а й ретельніше обробляти їх.

Більшість знахідок *Номо habilis* датуються 2–1,7 млн років тому. Це дало підстави висунути гіпотезу про те, що відокремлення “людської” лінії гомінідів від спільного з австралопітеками еволюційного стовбура сталося приблизно 2,5–2 млн років тому.

Який же спосіб життя вела “людина вміла”? Зауважимо, що реконструкція життєдіяльності найдавніших представників роду *Номо* здійснюється на підставі комплексного аналізу, по-перше, па-

леоекологічних даних, які дають певне уявлення про природно-кліматичні умови кінця пліоцену – початку плейстоцену; по-друге, викопних кісткових решток; по-третє, предметів матеріальної культури та залишків фауни, знайдених на стоянках *Homo habilis*; по-четверте, етологічних спостережень за поведінкою людиноподібних мавп і т. ін.

Homo habilis були першими істотами на Землі, які перейшли до систематичного виготовлення штучних знарядь із каменю, кістки та інших матеріалів. Ці знаряддя належать до *олдувайської*, або *олдованської*, археологічної культури, носії якої жили 2,5–1,5 млн років тому.

Характерною рисою олдувайської культури є наявність базових стоянок, де члени первісних колективів ділили між собою їжу, виготовляли знаряддя праці. Більшість розкопаних стоянок були розташовані поблизу джерел питної води. На думку *Дж. Кларка*, це пояснюється кількома обставинами, а саме: відсутністю засобів для транспортування і збереження води; сприятливішими умовами полювання, оскільки тварини також трималися біля води; необхідністю постійно вгамовувати спрагу, викликану регулярним уживанням сирого м'яса. Крім того, густий рослинний покрив на берегах водоймищ захищав *Homo habilis* від спеки та хижаків.

Під час розкопок базових стоянок в Олдуваї було виявлено багато примітивних штучних знарядь, виготовлених із гальки, кварциту, вулканічної лави, а саме: чопери (галька з одnobічним оббиванням), чопінги (камінь або галька, оббиті з обох боків, що мали загострений край), скребки з відщепів, відщепи з кількома сколами, сфероїди – оббиті з усіх боків камені округлої форми, які слугували для метання. Вважають, що кам'яні знаряддя олдувайського типу використовувалися для свіжування та розтину туш тварин, різання м'яса, роздроблювання кісток і видобування мозку. Крім того, ними могли заточувати палиці, за допомогою яких відкопували їстівне коріння або руйнували нори дрібних тварин під час полювання на них. Що ж до кам'яних знарядь олдувайського типу, то їх виявлено також на стоянках у Марокко, Тунісі, Кенії, Ефіопії; знаряддя, близькі до них за формою та способом обробки, віднайдені на території Південної Азії; штучно оброблені камені, схожі на олдувайські, походять з окремих стоянок Якутії, Туви, Китаю, Закавказзя.

Очевидно, колективи (первісні стада) склалися з кількох сімей, які включали самиць і дітей, та трьох-чотирьох самців.

Такі колективи, як і спільноти людиноподібних мавп, не мали постійного складу і були відкриті для чужаків. Самиці доглядали за дітьми та підлітками ("тривалість дитинства "людини вмілої", виходячи зі строків прорізування зубів, була майже такою ж, як і сучасної), передаючи їм навички, необхідні для життя в колективі, та готуючи до самостійного існування. Крім того, самиці збирали рослинну їжу в околицях базової стоянки, використовуючи для її перенесення шматки кори та шкіри. Самці та бездітні самиці брали участь у колективному загінному полюванні на дрібних та середніх тварин – молодих антилоп, свиней, ящірок, що їх вбивали або голими руками, або за допомогою палиць чи каменів (до речі, так і досі полюють бушмени пустелі Калахарі). Вважають, що *Homo habilis* уживали також м'ясо загиблих великих тварин.

Проблема грані між людиною і твариною

Гострі суперечки вчених довкола місця *Homo habilis* в еволюційній історії людства спричинили й дискусію стосовно морфологічної грані між людиною та твариною, під час якої були висловлені такі погляди:

– морфологічної грані між найрозвинутішими людиноподібними мавпами і першолюдьми не існує; лише знахідки штучно виготовлених знарядь праці вказують на те, що викопні кісткові рештки належать людині (французький нейрофізіолог Ж. Антоні, російський антрополог М. Урісон та ін.);

– між людиною та твариною можна провести так званий "мозковий рубікон", який становить 700–800 см³.

Сучасні антропологи відмовилися від спрощених підходів до цієї проблеми. Вони наголошують, що при визначенні місця викопних гомінідів в еволюції вирішальну роль мають відігравати ті морфологічні особливості, які є наслідком культурної адаптації до умов зовнішнього середовища і, зокрема, наслідком трудової діяльності, виготовлення знарядь праці. Серед них: ознаки, пов'язані з прямоходінням; розвиток кисті; розміри і структура мозку, а також дентиція (будова зубної системи). Жодній з них не слід надавати переваги, оскільки гомінізація, тобто вдосконалення морфологічної будови предків сучасної людини, – вкрай довготривалий і суперечливий процес; за певних умов він зупинявся ба навіть ішов у зворотному напрямку. Відтак і нерівномірність у розвитку окремих гоміноїдних ознак. Дослідники зазначають, що наявність штучно оброблених каменів не є незаперечним доказом їхньої належності людині. Отож

проблема грані між людиною та твариною ще далека від остаточного розв'язку. Деякі сучасні вчені все ж розглядають *Homo habilis* як перехідну істоту, що займає проміжне положення між австралопітеками та “справжніми” людьми. Переважає думка, що ними були архантропи.

9.2 Формування людини сучасного фізичного типу

Вдосконалення фізичного типу людини відбувалося за плейстоцену, що розпочався близько 2 млн років тому. В цей час триває загальне похолодання, яке розпочалося ще в кінці третинного періоду. Суттєве пониження температури супроводжувалось періодичними наступами та відступами льодовиків у північних широтах Європи, Азії й Америки. Під час найбільшого зледеніння, що сталося приблизно 250–100 тис. років тому, потужний шар суцільної криги скував майже 30 % поверхні земної кулі. Розрізняють чотири послідовні льодовикові епохи, назви яких походять від назв річок у Швейцарії: гюнц, міндель, рисе, вюрм. Під час наступу льодовика у прилеглих до нього зонах утворювалися заболочені рівнини й тундри, які південніше змінювались холодними лісами і лісостепами. В помірних широтах Європи та Азії в цей час з'являлись арктичні тварини: мамонти, волохаті носороги, північні олені, печерні ведмеді та ін. У тропічних широтах Африки та Азії спостерігалась аридизація клімату (посуха), внаслідок якої зменшувалася площа джунглів і збільшувалася площа саван та степів. Неодноразові зміни природних умов у кінці третинного – протягом четвертинного періодів прискорювали розвиток предків сучасних людей.

Архантропи – найдавніші люди

Приблизно 1,5 млн років тому на земній кулі з'явилися перші “справжні” люди – архантропи.

Важливим осередком формування людей була Східна Африка, де в 1960 р. у другому (нижньоплейстоценовому) шарі Олдувайської ущелини Льюїс Лікі виявив мозковий череп так званого олдувайського пітекантропа разом із грубими кам'яними знаряддями. Місткість його порожнини складала приблизно 1000 см³. Згодом у цьому ж місці була знайдена й нижня щелепа (№ 730), визначальною рисою якої є наявність помірно розвинутого підборідного виступу – морфологічної особливості, властивої людям сучасного фізичного типу. Велике наукове значення мало відкриття Р. Лікі на західному березі о. Туркана (стоянка Наріокомате III). Учений розкопав майже

повний скелет підлітка, котрий визначався дуже великою довжиною кінцівок.

Місцезнаходження архантропів відомі й у Північно-Західній Африці на території сучасних Алжиру та Марокко. Тут у 1954–1956 рр. французький палеонтолог К. Арамбур розкопав кісткові рештки (три нижні щелепи й тім'яну кістку) так званих атлантропів, що мешкали приблизно 360–115 тис. років тому. Вони характеризувалися великими розмірами нижніх щелеп і корінних зубів, товстими стінками черепа та значним об'ємом мозку (близько 300 см³), нагадуючи ранніх європейських гомінідів.

Яванські пітекантропи характеризувалися досить високим зростом (165–175 см), загальною масивністю кісток і значним розвитком м'язового рельєфу, невисоким зклепінням черепа, місткість якого коливалась від 750 до 975 см³ (в середньому, 930 см³), спадистим лобом із сильно розвинутим надбрівним рельєфом, вигнутою потиличною кісткою, відсутністю підборідного виступу на нижній щелепі, наявністю діастеми – проміжка між зубами, притаманного архаїчним морфологічним формам. Цікаво, що властивий пітекантропам фізичний тип зберігався на Яві принаймні ще 100 тис. років тому у так званого явантропа.

Ще одним осередком формування людини сучасного фізичного типу була територія Китаю, де з 1921 по 1937 р. у печері Котцетанг поблизу селища Чжоукоудянь біля Пекіна експедиція під керівництвом шведського геолога Й. Андерссона та канадського анатома Девідсона Блека виявила кісткові рештки понад 40 чоловіків, жінок та дітей, включаючи п'ять черепів, дев'ять фрагментів черепних кришок, шість фрагментів лицевих кісток, 14 нижніх щелеп, 152 зуби, дві стегнові та одну плечову кістки. За будовою черепа ця істота, названа *синантропом*, тобто китайською людиною. За розрахунками німецького анатома Карла Вайденрайха, зріст чоловіка-синантропа становив 163 см, а жінки – 152 см. Жила ця група архантропів 500–400 тис. років тому.

Що ж до Європи, то тут поодинокі групи першолюдей уперше з'явилися, вочевидь, близько 1,5 млн років тому. Проте масове заселення континенту відбулося значно пізніше. 450–200 тис. років тому найдавніші люди, судячи з географії археологічних пам'яток, уже досить широко освоїли Південь, Центр та Схід Європи. Їхні кісткові рештки виявлені у Німеччині (Гайдельберг, Більцингслебен), Франції (Араго), Греції (Петралона), Угорщині (Вертешселлеш) і т. д.

Характерною рисою фізичної будови найдавніших “європейців” є поєднання архаїчних та прогресивних ознак.

Так, нижня щелепа з каменоломні с. Мауер біля Гайдельберга визначається дуже великими розмірами, загальною масивністю і відсутністю підборідного виступу, тобто рисами, властивими типовим архантропам.

Загалом усі без винятку різновиди архантропів (олдувайський та яванський пітекантропи, атлантропи, деякі ранні гомініди Європи, синантропи та ін.) належать до виду *Homo erectus* (“людина прямоходяча”), що мешкав на земній кулі приблизно 1,5–0,3 млн років тому. Вони характеризуються більшими розмірами тіла (середній зріст чоловіків – 160–170 см) і об’ємом мозку (в середньому 1029 см³). Крім того, їм були властиві масивна будова черепа зі спадистим лобом, сильно розвинутим надочним та потиличним рельєфом; прогнатне, тобто випнуте вперед, обличчя із плоскими носовими кістками; важка нижня щелепа без підборідного виступу та великі зуби.

З архантропами пов’язана ашельська археологічна культура, або ашельська епоха розвитку первісної культури, яка розпочалася приблизно 1,5 млн і завершилася близько 150 тис. років тому. На думку багатьох учених, цю епоху можна розділити на два великих періоди: давній, або ранній, ашель (1,5 млн – 400 тис. років тому) та пізній ашель (400–150 тис. років тому).

Визначальною рисою ашельської археологічної культури є поширення кам’яного рубила – масивного знаряддя мигдалеподібної форми із двобічною обробкою, яке виготовляли з кременю, кварциту тощо. Крім того, відомі також клівери – сокироподібні рубила із прямим чи вигнутим лезом, скребла, скребки, свердла тощо.

Уже в ранньому ашелі першолюди розселилися в багатьох регіонах Старого Світу, включаючи Європу (до 50-ї паралелі). Хоча цей історичний період за часом збігається з гюнцьким та міндельським зледеніннями, клімат Євразії ще залишався відносно теплим.

Значні площі займали ліси, які поширювалися трохи південніше, ніж тепер. У південних районах переважали степи та лісостепи, а в Центральній Азії – напівпустелі та пустелі. Поряд із тваринами помірного клімату (бізоном, кабаном, благородним оленем, лосем, косулею, ведмедем, вовком тощо) в Євразії в ранньому та середньому плейстоцені жили теплолюбні південний слон, етрусський носоріг, великий гіпопотам, кінь Стенона, шаблезубий тигр та ін. Що ж до

Африки, то тут переважали савани, напівсавани та тропічні джунглі, де мешкали теплолюбні тварини.

Найдавніші стійбища архантропів розташовані переважно на берегах річок та проток, навколо озер і на морських узбережжях. Цікаво, що на деяких з них простежуються залишки штучних споруд. Наприклад, на стоянці біля водоспаду Каламбо (Замбія) були знайдені викладені напівколом камені, які, очевидно, слугували фундаментом огорожі від вітру; в Латамне (Сирія) – вапнякові брили, що могли бути залишками якихось більших за розмірами споруд; у Терра-Аматі (Франція) – рештки 21-ї халабуди – легких жител, споруджених із жердин. Архантропи могли селитись і протягом тривалого часу мешкати в печерах, які захищали їх від негоди та холоду.

Важливу роль у життєдіяльності першолюдей відігравало збиральництво. На думку вчених, у тропічних та субтропічних зонах воно давало змогу отримати близько 60–80 % харчового раціону, а в тих регіонах Старого Світу, де переважав помірний клімат, – близько 20–40 %. Водночас в ашельську епоху дедалі більшого значення набуло загінне полювання на великих тварин. Про це, зокрема, свідчать розкопки стоянок Торральба та Амбронна в Іспанії, де виявлені рештки понад 75 слонів. Ефективність полювання забезпечувалася багатьма чинниками, а саме: спільними узгодженими діями членів первісних колективів, наявністю досконалих знарядь, зокрема дерев'яних списів, використанням вогню. Цікаві спостереження зробив американський антрополог К. Гоуелл в Амброні: на його думку, прадавні мисливці підпалювали траву, щоб гнати слонів у потрібному напрямку. Крім того, під час полювання на великих тварин вони послуговувалися палаючими головешками та списами з обпаленими загостреними кінцями.

Синантропи регулярно застосовували вогонь для господарських потреб: попіл і дрібні часточки вугілля трапляються майже повсюдно, а в одній з галерей товщина шару попелу сягає 7 м. Це ж стосується і першолюдей Європи: у центрі кожної з халабуд, розкопаних у Терра-Аматі, знайдені залишки вогнищ.

Вогонь захищав архантропів від холоду та хижаків. Він значно поліпшував смакові якості м'яса, а головне – термічна обробка сприяла кращому засвоєнню їжі людським організмом і, як наслідок, удосконаленню фізичної подоби першолюдей.

З архантропами пов'язаний новий етап у розвитку суспільних відносин. У колективах первісних людей, яким доводилося спільно долати труднощі в боротьбі за існування, поступово утверджували-

ся нові, суто соціальні зв'язки. Значно поглибилася господарська спеціалізація статевовікових груп. Наприклад, вогонь у печерах скоріше за все підтримували літні особини. В надрах ашельської доби, вочевидь, містяться витоки прагромади – основного типу соціальної організації палеоантропів, або неандертальців, – творців мустьєрської культури, яка зародилася 150– 100 тис. років тому.

Палеоантропи – давні люди

Палеоантропи досить широко розселились у Старому Світі, освоївши ті регіони, котрі були недоступні їхнім пращурам – архантропам. В Африці сліди перебування давніх людей віднаходять не лише в саванах та напівсаванах, а й у важкодоступних тропічних лісах, напівпустелях та пустелях.

Завдяки систематичним розкопкам, які ведуться майже півтора століття, на сьогодні відомі кісткові рештки приблизно 300 палеоантропів, значна частина яких походить з Європи. Серед європейських палеоантропів розрізняють дві групи: ранніх, яких називають також пресапієнсами чи пренеандертальцями, та пізніх, або “класичних”.

У зовнішності цієї групи давніх людей досить химерно поєднувались архаїчні риси та ознаки, притаманні сучасним людям. Деякі вчені вважають, що саме від ранніх палеоантропів походять люди сучасного фізичного типу.

Що стосується “класичних” неандертальців: фізичний тип пізніх європейських палеоантропів характеризується багатьма ознаками, пов'язаними з адаптацією до суворих кліматичних умов, а саме: загальною масивністю кісток, дуже широкими плечами, помірним зростом (у середньому 155–156 см), укороченими передпліччям та гомілкою, вигнутою стегною кісткою та ін.

Череп “класичних” неандертальців мав видовжену форму, спадистий лоб із великим надочним валиком, приплюснуту потилицю з добре розвинутим рельєфом. Обличчя високе, ніс широкий, підборідний виступ або відсутній, або ледве простежується, зуби характеризуються наявністю великої внутрішньої порожнини (тавродонтизм). Місткість мозкової коробки дуже велика – приблизно від 1350 до 1700 см³ (пересічна величина 1400– 1500 см³).

Загалом пізні європейські палеоантропи мали досить своєрідний зовнішній вигляд. До речі, сучасні дослідники відмовилися від колишніх уявлень про цих істот як незграбних, згорблених, які пересувалися на напівзігнутих колінах і не мали жодного стосунку до родоvodu людства. Ці уявлення склалися на підставі вивчення ске-

лета неандертальця з печери Буффія поблизу с. Ля Шапелль-о-Сен (Франція), відкритого Марселеном Будем у 1908 р. І лише в наші дні з'ясувалося, що на будову кісток “шапельця” вплинули наслідки захворювання на артрит, який призводить до дистрофії суглобів, та вікові зміни: він жив близько 40–50 років, що відповідає 80–90 рокам сучасної людини.

Важливо також мати на увазі, що серед пізніх європейських палеоантропів розрізняють не лише “класичних” неандертальців, а й носіїв більш “сапієнтного” комплексу ознак.

Численні пам'ятки давніх людей відомі на території Центральної Азії.

Особливу роль у процесі антропогенезу відіграла територія Передньої Азії – своєрідний міст між Африкою, Азією та Європою. Не випадково тут є пам'ятки майже всіх хронологічних зрізів палеоліту.

Передньоазійських, або “палестинських”, палеоантропів можна розділити на дві групи. Одна з них, чисельніша, за більшістю ознак будови черепа нагадує “класичних” неандертальців Європи; другій властиві риси людей сучасного фізичного типу: високе склепіння, місткість якого складає 1550–1600 см³, відносно випуклий лоб та менш виражений надочний рельєф. На деяких нижніх щелепах фіксується помірно розвинутий підборідний виступ. Крім того, носії даного комплексу були високі на зріст (180–182 см у чоловіків) та мали “тропічні” пропорції тіла (певна видовженість гомілки й передпліччя відносно стегна і плеча), що їх пов'язують із доброю координацією рухів, здатністю швидко бігати, далеко й високо стрибати тощо. За цими рисами вони нагадують кроманьйонців – представників найчисельнішої групи неантропів (“нових людей”), поширеної в Західній Європі за доби верхнього палеоліту.

Серед антропологів немає одностайної думки, яка б пояснювала відмінності в морфологічній будові передньоазійських палеоантропів. Згідно з однією гіпотезою, властиве їм мозаїчне переплетення архаїчних та прогресивних рис є результатом еволюційного розвитку палеоантропів, які були безпосередніми попередниками людей сучасного фізичного типу. За іншою, це пояснюється змішуванням місцевих популяцій “класичних” неандертальців із прийшлими групами неантропів.

Із палеоантропами пов'язані завершальні етапи ашельської культури, а також мустьєрська культура, або епоха, яка розпочалася приблизно 150 тис., а завершилася 40–35 тис. років тому.

Мустьєрська “крем’яна індустрія” налічувала кілька десятків типів знарядь. Найбільш поширеними з них були скребло, придатне для скобління, шкребіння та різання; скобель, котрий застосовувався для обробки дерева та кісті; гостроконечники (кинджали, наконечники списів, шила) – універсальні знаряддя для полювання та обробки туш убитих тварин та ін. Лише на території Франції археолог Ф. Борд виділив 60 типів кам’яних знарядь мустьєрської доби.

Застосовувалися також кістяні та дерев’яні знаряддя.

З’явилися й перші знаряддя, зроблені з кількох матеріалів: дерева, кістки, каменю.

Палеоантропи успішно полювали на великого звіра – мамонтів, носорогів, бізонів, ведмедів; на середнього – північних оленів, коней, вісликів, баранів, сайгу; а там, де це було можливо, й на морських тварин – тюленів, пінгвінів і т. д. Цікаво, що на окремих стоянках переважають кістки певного виду тварин, що може свідчити про спеціалізацію мисливських колективів.

Полювання складало основу життєдіяльності тих груп палеоантропів, котрі жили в умовах прохолодного або помірнього клімату. Що ж до тодішніх мешканців тропічних та субтропічних зон, то провідну роль в їхньому харчуванні відігравали продукти збиральництва: плоди, їстівне коріння, мушлі тощо.

Палеоантропи добре оволоділи вогнем. До того ж вони навчилися не лише використовувати природні укриття, а й будувати житло. Залишки одного з них на високому схилі правого берега Дністра неподалік від с. Молодова (Кельменецький р-н Чернівецької обл.).

На думку фахівців, воно нагадувало ярангу або чум сучасних північних народів.

Рятуючись від холоду, європейські “мустьєрці” часто селилися в печерах, іноді будуючи в їхніх галереях штучні житла: дві кімнати, в одній з яких збереглися сліди двох багать. Цікаво, що вхід до печери був захищений від вітру кам’яною стінкою. Висловлювались думки, що саме в добу мустьє давні “європейці” вперше почали виготовляти одяг зі шкур тварин.

Загалом за виробничими навичками та інтелектом палеоантропи залишили далеко позаду своїх попередників – архантропів. Очевидно, вони вже могли формулювати певні поняття і, відповідно, виражати їх мовними засобами. Спільна боротьба за існування, колективні форми полювання, звукова мова, хай навіть у примітивній формі, – все це посилювало соціальну згуртованість первісних колективів – прагромад, сприяло подоланню тваринних інстинктів.

На завершальні етапи доби мустьє припадають також перші зафіксовані наукою прояви такої суто людської риси, як турбота про одноплемінників. У свідомості палеоантропів вже з'явилися абстрактні уявлення, пов'язані з повсякденним життям, господарством, цілеспрямованістю дій у процесі виготовлення знарядь праці та спорудження житла. Замислювались вони і над сутністю буття, створивши у своїй уяві абстрактну картину навколишньої дійсності. Неандертальців хвилювала смерть одноплемінників. Небіжчиків ховали за певним ритуалом: їх розміщували головою на захід чи на схід, поруч клали крем'яний гостроконечник або якесь інше знаряддя, оточували кістками тварин, а іноді накривали кам'яною плитою чи лопаткою мамонта. Справжньою сенсацією стало поховання Шанідар IV: у могилі небіжчика, який помер приблизно 60 тис. років тому, знайшли... букети квітів! Причому з восьми видів рослин, виявлених біля кістяка, п'ять мали цілющі властивості, один був їстівним, а ще один – і цілющим, і їстівним водночас.

Узагальнюючи дані, отримані під час розкопок мустьєрських поховань, А. Окладников показав доволі широке коло уявлень первісної людини, яке знайшло відображення у згаданих вище ритуалах: Всесвіт із чотирма частинами світу; Сонце – джерело життя, тепла, світла; культ промислового звіра як один із проявів культу Природи; шанування самої Людини, а, можливо, й віра в потойбічне життя.

З розвитком абстрактних уявлень пов'язаний і властивий неандертальцям культ печерного ведмедя, сліди якого зафіксовані на багатьох мустьєрських пам'ятках Європи. Ймовірно, з цим пов'язана і печера Ільїнка на Одещині, де під час розкопок виявлено череп ведмедя у кам'яному завалі та щелепу, яка стояла на чотирьох плитах вапняку, впираючись верхнім кінцем у склепіння.

Наприкінці мустьєрської доби неандертальські прагромади стали настільки згуртованими, що усвідомили свою єдність і почали протиставляти себе іншим колективам. Поступово вони перетворилися на замкнуті групи родичів, котрі схрещувалися між собою. Внаслідок цього збіднювалася спадкова основа, консервувалася фізичний тип, втрачалася здатність до еволюційних змін. Криза пізньомустьєрської прагромади була подолана лише після утвердження нових стосунків між колективами первісних людей. Це сталося за доби верхнього палеоліту.

9.3 Неоантропи

Ще кілька десятиліть тому появу людини сучасного фізичного типу беззастережно пов'язували з рубежем мустьє – верхнього палеоліту (40–35 тис. років тому), коли відбулися важливі зміни у розвитку матеріальної та духовної культури, остаточно утвердився родовий лад, виникло мистецтво і значно ускладнилися релігійні уявлення. Саме цим часом датуються найдавніші знахідки кісткових решток первісних людей, черепи яких характеризуються високим опуклим лобом, надбрівними дугами (замість властивого архантропам та палеоантропам суцільного валика) та наявністю підборідного виступу. Однак нові палеоантропологічні відкриття та успіхи молекулярної біології змусили багатьох учених переглянути усталені погляди. Так, згідно з гіпотезою американського дослідника Вілсона, в основі якої лежить генетичний аналіз, найдавніші *Homo sapiens* з'явилися приблизно 200 тис. років тому в Африці, південніше Сахари, звідкіля близько 100 тис. років тому почали розселятися в різні куточки земної кулі. Чимдалі більше прихильників знаходить припущення про дуже раннє виділення “сапієнтної” лінії в еволюції гомінідів, витоки якої іноді пов'язують з істотами, схожими з австралопітеками, або принаймні з архантропами.

Більшість сучасних учених погоджується з думкою про те, що саме в Європі 400–250 тис. років тому остаточно виокремилися дві лінії – пресапієнсів та пренеандертальців, а перші “справжні сапієнси” постали приблизно 100 тис. років тому. Однак загалом питання про час появи на Землі безпосередніх прашурів сучасних людей ще дуже далеке від остаточного вирішення.

Де ж уперше з'явилися неоантропи? З цього приводу існує дві основні групи гіпотез: моноцентризм та поліцентризм.

Перша гіпотеза в розгорнутому вигляді була викладена Я. Рогінським у другій половині 40-х років і здобула чимало прихильників серед радянських учених. Згідно з нею, процес формування неоантропа відбувався в одній, щоправда, досить широкій зоні, яка охоплювала Північно-Східну Африку, Передню Азію, Південну та Південно-Східну Європу. Звідтіля неоантропи розселилися в інші регіони земної кулі. Саме цим, на думку дослідника, можна пояснити морфологічну спорідненість людських рас, відмінності між якими зводяться до другорядних ознак, та відсутність прямого зв'язку між фізичним типом давніх та сучасних людей у багатьох регіонах.

Інші варіанти моноцентризму – афроєвропейська концепція прабатьківщини сучасних людей. Згідно з нею, пращури неантропів – протокроманьйонці – вперше з'явилися на Африканському континенті, звідкіля згодом мігрували до Європи. Переселившись на територію Європи, африканські першолюди започаткували дві морфологічні лінії.

Ще більше прихильників мають гіпотези поліцентризму, одну з яких уперше обґрунтував наприкінці 30-х років німецький вчений Ф. Вайденрайх на основі аналізу палеоантропологічних матеріалів. Він виділив чотири основних осередки формування неантропа, а саме: Східну Азію, де синантроп, трансформований у “синонеандертальця”, став прашуром монголоїдних народів Азії та індіанців Америки; Південно-Східну Азію – ареал пітекантропів, морфологічний тип яких ліг в основу фізичних рис австралоїдів; Південну Африку, де простежується еволюційна лінія від “родезійської людини” до негроїдів та капоноїдів – носіїв бушменського типу; Передню Азію – колыску “прогресивних” неандертальців, що від них походять кроманьйонці Європи. В основі концепції Вайденрайха лежить автогенетична теорія еволюції, яка визнає внутрішню здатність організмів до цілеспрямованого поступу. Так, головною тенденцією розвитку гомінідів учений вважав збільшення маси мозку, що спричинювало зміни в будові черепа та обличчя предків сучасних людей. Формування фізичного типу *Homo sapiens* у різних регіонах земної кулі, за Вайденрайхом, йшло неоднаковими темпами: у Європі він з'явився раніше, ніж, скажімо, у Південно-Східній Азії.

Близькі погляди розвивав американський учений К. Кун. Щоправда, він виокремлював не чотири, а п'ять центрів формування.

Своє бачення проблеми походження неантропа виклав у працях 60–70-х років відомий угорський дослідник А. Тома, який виділив три основних осередки сапієнтації: західний – європеоїдно-негроїдний – та східні – монголоїдний та веддоавстралоайноїдний.

Формування західного центру А. Тома пов'язує з міграціями африканських першолюдей на територію Європейського континенту. Ці пересування відбулися за плейстоцену під час наступу льодовиків, коли між Африкою та Європою існували сухоходльні переходи. Кожна нова хвиля переселенців витісняла своїх попередників на околиці ойкумени, де вони мешкали невеликими ізольованими групами. Так, нащадки пресапієнсів і ранніх неандертальців під тиском “класичних” неандертальців були змушені переселитися до Південно-Східної Європи, поклавши початок формуванню західної групи

неоантропів. Згодом окремі популяції цих людей повернулися у центральні та західні райони Європейського континенту, а інші просунулися в Передню Азію. Тут вони змішалися з місцевими палеоантропами, що стало основною причиною мозаїчного переплетення прогресивних та архаїчних ознак, властивого “палестинським” неандертальцям. У західному осередку сапієнтації сформувалися протоевропеїди та протонегроїди.

Поштовхом до виникнення східних центрів, за Тома, стали міграції західносибірських першолюдей до Центральної Азії. Тут вони змішалися з популяціями, близькими до синантропів, що спричинило появу протомонголоїдів. Згодом вони вирушили на південний схід континенту, де виник ще один осередок формування неоантропів – веддоавстралоайноїдний.

В основі даної схеми лежать теоретичні уявлення про кібернетичний механізм зворотного зв'язку між розвитком мозку та культурою.

Загалом донедавна більшість учених схилилися до поліцентризму, однак останні відкриття в галузі молекулярної біології знову повернулися до думки про формування людини фізичного типу в одному центрі.

9.4 Проблеми антропосоціогенезу

Виходячи із загальнотеоретичних міркувань, найдавніші гомініди – мавполюди, які першими почали використовувати спочатку природні, а потім і штучні знаряддя, – мали з'явитися у відкритій місцевості, подібній до сучасних саван, багатій на водні ресурси, рослинну і особливо тваринну поживу. Про це свідчать також етологічні спостереження: двоногість рідко трапляється в тих популяціях шимпанзе, котрі живуть у непрохідних джунглях, і значно частіше – у мешканців менш густих тропічних лісів. Експериментальним шляхом доведена необхідність м'ясної їжі для нормального розвитку головного мозку: за довготривалої відсутності достатньої кількості білків відбувається порушення ультраструктури нейронів його кори. Іншою важливою вимогою до екологічної ніші найдавніших гомінідів була наявність скелястого ландшафту, розсипів каміння, з якого виготовлялися перші знаряддя. І нарешті, вдосконалення фізичної подоби давніх мавполюдей відбувалося шляхом природного відбору корисних мутацій, викликаних стресами природного середовища – коливаннями радіаційного рівня, напруги геомагнітного поля і т. ін. Як відомо, згадані природні катаклізми найчастіше спостерігаються

у тих регіонах земної кулі, які характеризуються активною тектонічною діяльністю (землетруси, виверження вулканів тощо).

Розвиток мозку предків сучасних людей, виникнення мовлення та мислення

Вдосконалення фізичної подоби гомінідів супроводжувалося неухильним збільшенням маси мозку та ускладненням його структури. Вже в австралопітеків мозок порівняно із сучасними людиноподібними мавпами в середньому був більшим – як за абсолютною, так і за відносною величиною. Так, згідно з даними південноафриканського антрополога Р. Брума, коефіцієнт церебралізації в антропоморфних мавп дорівнює двом – дев'яти, а в австралопітеків – десяти-шістнадцяти одиницям. Крім того, у структурі мозку австралопітеків спостерігалися важливі зрушення, пов'язані з розвитком суто “людських” зон кори – мовленнєворухової та мовленнєвослухової.

Ці конструктивні зміни в будові мозку, які продовжилися у “габілісів”, архантропів та палеоантропів, виразилися у випинанні окремих зон нижньотім'яної та лобної ділянок: зони Ра поля 39, пов'язаної зі сприйняттям зорових образів, мовленням, контролем за діями оточення; зони Рs поля 40, що має стосунок до маніпулювання предметами, цілеспрямованої діяльності, контролю за послідовністю цієї діяльності тощо; верхньої скроневої підділянки Т поля 37, пов'язаної зі сприйняттям смислового звукового мовлення; зон Fi1 та Fi2 підділянок полів 44 та 45, дотичних до мовленнєворухових функцій, аналізу і синтезу ритмів рухів та ін. (Ю. Шевченко).

Аналіз будови ендокранів свідчить про неухильне розширення суто “людських” зон мозку і ускладнення його топографії по лінії: пітекантроп – синантроп – неандерталець. Загалом у процесі антропогенезу мозок гомінідів збільшився приблизно втричі, причому нові ділянки нині складають приблизно 31% його ваги.

Формування людського суспільства було б неможливим без виникнення усного мовлення – найважливішого засобу комунікації, конче необхідного для соціальної взаємодії людей. Мовлення нерозривно пов'язане з абстрактним мисленням, здатністю формулювати певні поняття, осмислювати свої дії, ставити перед собою певні завдання і розв'язувати їх. За допомогою мовлення людина передавала наступним поколінням не лише природжені стереотипи поведінки, а й навички, набуті протягом життя.

Як відомо, у повсякденному житті мовленням часто називають будь-які звуки, які видають за допомогою голосових органів не лише люди, а й тварини (відтак уявлення про “мовлення” дельфінів,

вовків чи навіть риб), а будь-який логічний вчинок вважається доказом наявності мислення. Однак із наукового погляду одиницею мовленнєвої діяльності є слово, а одиницею мислення – поняття (абстрактний образ предмета й дії, які стоять за ним). Слова та поняття тісно пов'язані між собою: звуки, що не виражають якихось понять, не є словами, а поняття не виникає без дії голосових органів: досліді показали, що останні рухаються навіть тоді, коли слово вимовляється подумки. З наведеного випливає, що мовлення та мислення відсутні у тварин і постали разом із людьми.

Початки словотворення пов'язані з розвитком мозку і поліпшенням структури голосових органів пращурів сучасних людей. На думку В. Бунака, важливу роль у процесі перетворення звукового апарату тварин в людські органи мовлення відіграли посилення голосових зв'язок, поліпшення рухомості язика і заворот його кореня в гортанну порожнину, що дало змогу більш чітко вимовляти окремі звуки.

Істотне значення для розвитку мовленнєвої діяльності мало зменшення масивності нижньої щелепи, яка перешкоджала швидкій зміні артикуляції. Подальший прогрес виразився в появі особливого голосового м'яза. В ході еволюції мовленнєвого апарату давні люди поступово виробили здатність відтворювати голосні "а", "і" та "у", які відіграють провідну роль в усіх сучасних мовах: згідно з дослідженнями американського лінгвіста Ф. Лібермана, буквально всі більш-менш важливі мовні одиниці містять принаймні один із цих звуків. Об'єднуючи їх із приголосними звуками, люди здатні створювати незліченні фонетичні комбінації, що складають основу різноманітних варіантів усного мовлення.

Спеціальні дослідження показали, що збудження ділянок кори головного мозку, які керують виділенням звуків, тісно пов'язані зі слуховими, зоровими, дотиковими та іншими подразниками, на основі яких складаються уявлення про зовнішній світ. Вивчення ендокранів попередників *Homo sapiens* свідчить про те, що на останніх етапах формування мовленнєвої діяльності та мислення відбулося посилене розростання тих звивин (нижньолобної, верхньоскроневої, верхньолобної та ін.) і полів (40-го, 10-го тощо), які координують різні збудження і зв'язують їх зі збудженнями голосових органів.

Згідно із сучасними уявленнями, мислення найдавніших людей було нерозривно пов'язане з конкретною дією, а їхня мовленнєва діяльність зводилась до спілкування за допомогою екс-

пресивно-вказівних часток, які не несли чіткого смислового навантаження і змінювали своє значення залежно від ситуації.

Багато вчених вважають, що в пізніх архантропів, а надто ранніх палеантропів з'явилися довершеніші, ніж попередні, форми мовного спілкування, а саме *вербоїди, або лалії*, – односкладові частки, які збереглися навіть у сучасних мовах (в українській до них належать вирази “ну”, “на”, “дай-но”, “геть”, “хлоп” тощо). На відміну від експресивно-вказівних часток, вербоїди в кожному з конкретних випадків мали певне самостійне значення (смысл). Вони могли повідомляти про початок або закінчення якихось дій, забороняти або дозволяти щось робити, ставити якісь вимоги і т. ін. Та все ж вербоїди ще не були “справжніми” словами, оскільки не пов'язувалися зі сталими абстрактними поняттями.

Подальша еволюція мислення і мовлення пов'язана з поступовим виокремленням таких мовних одиниць, які узагальнювали уявлення про предмети й дії та мали сталі значення. Є підстави думати, що вже палеоантропи могли формувати певні поняття і, відповідно, відтворювати їх мовними засобами. Однак їхня мова мала ще дуже примітивний характер.

Початок верхнього палеоліту став тим історичним рубежем, на якому закінчилася передісторія людського мислення і остаточно утвердився зв'язок між окремими елементами мови (діючою особою, предметом та дією). Надалі відбулася диференціація частин мови та її граматичних елементів. Наприкінці доби мезоліту – на початку доби неоліту формуються великі мовні сім'ї.

Рушійні сили антропогенезу

Питання про рушійні сили антропогенезу вперше детально розглянув *Ч. Дарвін* у книзі “Походження видів та статевий відбір” (1871) та статті “Про вираження емоцій у людини й тварини” (1872). Поширюючи на людину дію біологічних закономірностей, учений дійшов висновку про вирішальну роль *природного відбору* в переході пращурів людей до прямоходіння, в удосконаленні руки, розвитку мозку та членороздільного мовлення. Разом із тим деякі “людські” риси могли виробитись у процесі *постійних вправ і закріплення корисних властивостей спадковим шляхом*. Особини з досконалішими морфологічними характеристиками мали більше шансів вижити, ніж інші, і з часом їхній фізичний тип починав домінувати в колективі. Постійні вправи відігравали особливо важливу роль у розвитку прямоходіння та здатності голосових органів до члено-

роздільного мовлення. Ще один важливий чинник процесу антропогенезу, за Дарвіном, – це статевий відбір, який сприяв розвиткові звукового мовлення і особливо втраті предками людей суцільного волосяного покриву на тілі. Торкаючись цього питання, він писав: “... Чоловік, а скоріше спочатку жінка позбавились волосся заради краси”, тобто у процесі статевого відбору. Цей же чинник, на думку вченого, вплинув також на формування расових особливостей.

Загалом Дарвін значно перебільшував спорідненість людини із твариною, не розуміючи соціальної сутності людей. Він намагався довести, що витoki людської моралі, трудової діяльності, мови, відчуття краси слід шукати виключно в суспільних інстинктах тварин.

На відміну від Ч. Дарвіна, Ф. Енгельс приділяв винятково велику увагу соціальним чинникам гомінізації. Він створив трудову теорію антропогенезу, викладену у статті “Роль праці в процесі перетворення мавпи в людину” (вперше опублікована в 1884 р.). Сутність трудової теорії можна виразити словами автора: праця “є першою основною умовою людського існування, – і це в такій мірі, що ми у певному сенсі повинні сказати: праця створила саму людину”. Енгельс послідовно проводив думку про те, що праця стала визначальним чинником переходу до прямоходіння, формування руки, мозку, свідомості, здатності до мовного спілкування, соціальності людей.

Загалом теза про важливу роль трудової діяльності у процесі антропогенезу не викликає істотних заперечень з боку сучасних дослідників. Разом із тим багато з них висловлюють сумніви щодо абсолютизації праці як основного чинника виникнення та еволюції людини. Зауважується, що праця є лише одним із проявів суспільної життєдіяльності людей, складником триєдиної якості, властивої людині (соціальність, трудова діяльність, свідомість) (Г. Горак).

У сучасній науці міцно утвердилася думка про те, що вирішальний вплив на “олюднення” мавпи та вдосконалення фізичної подоби гомінідів справили природні умови. Нові природні умови активізували перехід частини вищих приматів до прямоходіння, з’явилися двоногі мавпи, або мавполюди, – австралопітеки. Значне місце в раціоні частини цих істот посіла м’ясна їжа, потреба в якій стимулювала розвиток полювання, поліпшення двонової ходьби, збільшення маси та вдосконалення функцій мозку. Пристосовуючись до нових умов життєдіяльності, австралопітеки почали використовувати природні предмети – дрючки, камені, уламки кісток, що стали прообразами штучних знарядь праці. “Предметна” діяльність (іноді її помилково називають “знаряддевою”) сприяла вдос-

коналенню верхніх кінцівок, еволюції нервової системи й поведінки безпосередніх попередників людини.

Деякі сучасні вчені вважають, що причиною морфологічних змін, пов'язаних з переходом частини вищих приматів до прямоходіння, були мутації. Однією з причин мутацій могло стати різке підвищення рівня радіації в області Східноафриканського рифту, де наприкінці третинного періоду сталися розломи земної кори й часті виверження вулканів. Особливо активно цю тезу обстоює російський археолог Г. Матюшин, який поширює дію мутагенних чинників не лише на ознаки прямоходіння, а й на інші анатомічні зміни перших гомінідів (втрату великих ікол, збільшення маси мозку тощо).

Формування фізичного типу *Homo sapiens* проходило в тісному зв'язку з розвитком людського суспільства. Отже, біологічні та соціальні чинники антропогенезу тісно перепліталися між собою, виступаючи в діалектичній єдності.

У ході еволюції постійно виникали суперечності між консервативністю фізичного типу гомінідів і необхідністю його вдосконалення, яка була зумовлена тиском соціальних чинників. Наприклад, "предметна" діяльність вимагала довершеної будови кисті та ускладнення функцій мозку. Ці суперечності з часом поступово розв'язувалися. Разом із тим взаємозв'язок між фізичною організацією та трудовою діяльністю первісних людей був досить гнучким, що не дає змоги встановити пряму залежність між ними.

З розвитком суспільних відносин роль природного відбору як принципу еволюції поступово зменшувалася. Людина набула потенційної можливості адаптуватися до будь-яких кліматично-географічних умов без зміни своїх видових рис. Подальший розвиток людського суспільства зумовлювався виключно соціальними чинниками.

9.5 Загальні уявлення про раси

Головні принципи расових класифікацій

Серед сучасного населення земної кулі розрізняють окремі таксономічні підрозділи, яким властиве певне сполучення спадкових ознак фізичної будови (генофонд). Починаючи з першої половини XIX ст. ці підрозділи позначаються термінами "раса", "географічна раса", "расовий комплекс", "расовий тип" і т. п. Загалом *раси* – це великі групи людей, об'єднані спільністю походження та комплексом подібних морфологічних рис. Останнім часом для характеристики

рас дедалі ширше застосовуються також деякі фізіологічні ознаки (групи крові та ін.).

Усі сучасні расові класифікації базуються на ієрархічному принципі: кілька основних — *великих* — рас діляться на *малі* раси та *антропологічні типи*. При визначенні їхньої кількості беруться до уваги межі поширення, спільність походження та ступінь морфологічної схожості певних комплексів фізичної будови. Загальноприйнятою є теза про таксономічну нерівноцінність расових ознак: з-поміж них виділяють давні, які охоплюють великі ареали (наприклад, кучеряве волосся у Тропічній Африці, різко виступаючий ніс у Європі, Західній Азії), та пізні, котрі характеризуються “мозаїчною” мінливістю.

Значний вплив на розвиток расознавства мала класифікація, запропонована *Й. Денікером* у 1902 р. Він виділив шість великих груп (стовбурів), які включають 29 локальних (малих) рас. Класифікація французького вченого побудована на суто морфологічних принципах (причому найбільш цінними ознаками він вважав форму волосся та колір шкіри). Це її перевага й недолік одночасно: з одного боку, на відміну від своїх попередників, *Й. Денікер* цілком відмовився від етнографічних, лінгвістичних чи психологічних характеристик, а з іншого — недостатньо враховував роль географічного фактора, що й призвело до певних прорахунків: наприклад, негроїдні австралійці потрапили до однієї групи з європеїдними асирійцями.

Подальший розвиток расознавства пов'язаний з утвердженням еволюційного принципу, за яким сучасні расові комплекси виникли на різних етапах історичного розвитку людства. Одним із перших його застосував нідерландський мандрівник і вчений *Штратц* (1904). Розділивши раси на давні — “протоморфні”, перехідні — “метаморфні” та пізні — “архіморфні”, він відніс до протоморфних бушменів, негрів, негритосів, полінезійців, частину американських індіанців; до метаморфних — “жовто-світлошкірі” народи Східної Європи й Західного Сибіру й “чорно-світлошкірі” Індії та Індокитаю; до архіморфних — більшість сучасних європеїдів, монголоїдів і негроїдів.

Еволюційний принцип був розвинутий *Е. Ейкштедтом* (1934), який розділив людство на три великі групи — лейкодермів (світлошкірих), ксантодермів (жовтошкірих) та меланодермів (чорношкірих), виокремивши в їхніх межах головні расові комплекси (“кола рас”): ізольовані “бічні” раси, що відділилися ще на ранніх етапах расоутворення; “перехідні”, котрі поєднують риси кількох рас; і так звані “своєрідні”, які ухиляються від головного расового стовбура.

На думку фахівців, схема Ейкштедта загалом досить вдало поєднує морфологічні, географічні та еволюційні підходи до расової систематики. На близьких принципах базуються також класифікації В. Бунака (1956) та Г. Дебеця (1958). Вони мають вигляд еволюційних куща й дерева. Обом схемам властива потрійна ієрархія: стовбур, з якого ростуть великі гілки (сучасні великі чи архаїчні малі раси, що, у свою чергу, розгалужуються на менші малі раси чи антропологічні типи). Переплетіння гілок на схемі Г. Дебеця, за автором, відбиває процеси змішування у расотворенні.

Великого поширення у фаховій, навчальній та науково-популярній літературі набула расова класифікація московських учених Я. Рогінського та М. Левіна, вперше вміщена ними у підручнику “Антропология” (1955). Тут виділено три великі раси: екваторіальна, або австрало-негроїдна; євразійська, або європеїдна; азійсько-американська, або монголоїдна, в рамках яких виокремлюються малі раси. Так, євразійська раса складається з атлантико-балтійської, середньоєвропейської, індо-середземноморської, біломоро-балтійської та балкано-кавказької; екваторіальна — з бушменської, негрільської, негрської, меланезійської, ведоїдної, австралійської; азійсько-американська — з північноазійської, арктичної, далекосхідної, південноазійської, американської. Між євразійською й екваторіальними расами розміщуються “перехідні” — південноіндійська та ефіопська, між євразійською та азійсько-американською — південносибірська та уральська, між екваторіальною й азійсько-американською — курильська та полінезійська. В основі даної класифікації лежать географічний, морфологічний і частково еволюційний принципи. Вона зручна й доступна для сприймання, однак значно поступається тим, які повніше враховують ієрархію расових комплексів.

Попри розмаїття расових класифікацій, перелік котрих можна було б продовжити, між ними є багато спільного. Як правило, вони розрізняють три великі угруповання: європеїдів (лейкохроїдів, кавказоїдів, євразійців), що поділяються на світло- й темнопігментовані варіанти; монголоїдів (ксантохроїдів, азійсько-американську расу) з далекосхідними, північно-, південноазійськими, американськими та ескімосоїдними типами; негроїдів (меланхроїдів, екваторіальну, або негро-австралоїдну, расу) із власне негроїдним, бушменським, австралійським, меланезійським і пігмейським, чи негрільським, типами. До рангу самотійних або змішаних рас часто потрапляють ефіопська (східноафриканська), ведоїдна, дравідська (південноіндійська), айнська (курильська), полінезійська, уральська та

південносибірська. Малі раси, кількість яких у різних класифікаціях коливається здебільшого від 20 до 30, розділяються на антропологічні типи, а ті, у свою чергу, – на популяції, тобто ареальні групи людей, пов'язані між собою спільністю походження. Усі сучасні вчені дотримуються видової єдності людства, розглядаючи раси як таксономічні одиниці виду *Homo sapiens*. Підкреслюється, що в його рамках раси вільно схрещуються між собою й дають плодюче потомство.

Коротка морфологічна характеристика основних расових груп

Майже половину населення земної кулі охоплює *велика європеоїдна раса*. Вона характеризується світлим або трохи смуглявим кольором шкіри; світлим, змішаним і темним забарвленням очей; м'яким, здебільшого прямим чи хвилястим, рідше – кучерявим волоссям, колір якого варіює від світлих до темних відтінків; вузьким прямим, опуклим або ввігнутих носом із середнім чи високим переніссям; вузьким або середнім за шириною лицем, добре або середньо профільованим як у горизонтальній, так і у вертикальній площинах. Складка верхньої повіки досить розвинута у північних групах і майже відсутня на півдні Європи; епікантус трапляється рідко, головним чином, на півночі та на сході ареалу даного расового комплексу. Третинний волосяний покрив виражений добре або середньо. Зріст варіює від дуже високого до середнього, пропорціям тіла властива мезоморфія. Лопатоподібні різці, як правило, відсутні або не перевищують 5–7 %. Дельтовий індекс низький.

Основним ареалом проживання носіїв великої європеоїдної раси до географічних відкриттів кінця XV–XVI ст. була територія Європи, Північної Африки, Передньої та Центральної Азії. Тепер ця раса широко представлена також на Американському континенті (особливо в Північній Америці), у Сибіру й на Далекому Сході, в Австралії та в Південній Африці.

Велика монголоїдна раса, риси котрої властиві приблизно чверті населення земної кулі, характеризується смуглявою шкірою жовтуватих відтінків; темним, іноді чорним, із синюватим вилицем, жорстким прямим, іноді хвилястим волоссям; здебільшого плескати обличчям із помітно виступаючими вилицями; досить вузьким носом із невисоким або середнім за висотою переніссям; добре вираженими складкою верхньої повіки та епікантусом, який в окремих групах властивий 90–95 % носіїв цієї раси; слабко розвинутою бородою й майже повністю відсутнім третинним волосяним покривом

на тілі; середньою товщиною губ; в основному середнім зростом; дуже високим відсотком лопатоподібних різців (до 80–90 %) і завиткових узорів на кінчиках пальців. У американських індіанців, особливо на півночі континенту, ніс виступає досить сильно, а епікантус трапляється рідко. Монголоїдна раса поширена у Центральній, Північно-Східній і Південно-Східній Азії, а також в Америці.

Велика негроїдна раса, яка охоплює менше 10 % населення земної кулі, визначається темним (від брунато-жовтуватого до жовто-бурого) кольором шкіри; карими, широко відкритими очима. Форма волосся – від дуже кучерявого до хвилястого, ніс дуже широкий із середньовисоким та низьким переніссям. Обличчя здебільшого вузьке або середнє за шириною, губи товсті, зубний відділ обох щелеп виступає вперед (альвеолярний прогнатизм); горизонтальне профілювання обличчя середнє або сильне; складка верхньої повіки розвинута слабо; епікантус у дорослих, як правило, відсутній. Зріст варіює від дуже високого до дуже низького. Крім того, між африканськими й австрало-тихоокеанськими популяціями спостерігаються значні відмінності в частоті лопатоподібних форм верхніх різців і величині дельтового індексу.

В минулому негроїдна раса була поширена в Африці південніше Сахари, в Азії (на Зондських та Філіппінських островах), у Меланезії, Австралії, Новій Зеландії й Тасманії. В XIX ст. тасманійці були повністю винищені англійськими колонізаторами. Внаслідок работоргівлі великі групи негрів – вихідців з Африки нині мешкають на Американському континенті.

Співвідношення расових, етнічних та лінгвістичних характеристик

Поняття “популяція”, “раса”, “етнос” мають одну спільну ознаку – єдність ареалу, яка принаймні існувала в минулому. Ця єдність стимулює активний обмін інформацією (генетичною – через шлюби, культурною – шляхом спілкування), сприяючи виробленню спільного генофонду й відносної одноманітності мовних і культурних характеристик. Наслідком цих процесів є певні паралелі між фізичним типом та етнічними рисами, які на побутовому рівні сприяють утвердженню думки про внутрішній причинний зв'язок між зовнішністю людей та їхньою національністю.

Палеоантропологічні дані свідчать про те, що на ранніх етапах розвитку людського суспільства найдавніші етнічні спільності – роди і племена – за своїми фізичними рисами могли бути доволі однорід-

ними. Однак безперервні міграції, які стали дуже інтенсивними вже в добу неоліту (VI–IV тис. до н. е.), сприяли активному змішуванню людських колективів, що спричиняло зміни в їхньому генофонді. Особливого розмаху метисація набула після Великих географічних відкриттів. Це привело до того, що нині межі расових та етнічних угруповань здебільшого не збігаються.

Сучасні етноси, як правило (хоча й не завжди), однорідні на рівні великих рас, рідше малих, дуже рідко – антропологічних типів. Наприклад, більшість європейських народів належить до однієї великої раси – європеїдної. Однак в антропологічному складі французів, німців, італійців, поляків тощо виокремлюються різні морфологічні варіанти, які суттєво відрізняються між собою. Так, у Південно-Західній Франції поширені риси індо-середземноморської, у Південно-Східній – альпійської, у Північно-Західній – атлантико-балтійської рас (типів).

Ще кращою ілюстрацією тези про незбіг етнічних і расових характеристик є американський народ: незалежно від кольору шкіри чи, скажімо, форми волосся всі громадяни США – нащадки європейських колоністів, корінних жителів континенту й африканських невольників – мають однакову національну самосвідомість: американець.

Схожі закономірності простежуються й при зіставленні лінгвістичних та антропологічних класифікацій народів світу. В деяких випадках (особливо на рівні великих рас та мовних сімей) між ними справді можна провести доволі чіткі паралелі. Наприклад, більшість негроїдів Африки розмовляє мовами нігерійсько-кордофанської, а більшість монголоїдів Азії належить до китайсько-тибетської мовних сімей. Однак мовна спорідненість ще не є запорукою схожості морфо-фізіологічних ознак.

Цю тезу можна проілюструвати прикладом з тюркомовними народами: деякі з них характеризуються яскраво вираженими монголоїдними рисами (якути), інші належать до південних європеїдів (азербайджанці, гагаузи), ще одні – до перехідних типів, що склались у процесі взаємодії кількох антропологічних компонентів (казахи, чуваші та ін.).

Антропологічна структура населення земної кулі

З іншого ж боку, носії різних за походженням мов можуть мати близький комплекс антропологічних ознак. Зокрема світлопігментований північноєвропеїдний тип (раса) поширений і серед германських народів (частина німців, шведів, норвежців, англійців та

ін.), і серед фіномовних етнічних груп (естонців і фінів), серед леттолитовців (литовців і латишів), і серед західних і східних слов'ян (північних поляків, росіян, частини білорусів).

Отже, між расою, етносом і мовою немає внутрішнього причинного зв'язку. Є французький народ, але не існує “французької раси”, є германські, слов'янські, тюркські мови, але немає “германської”, “слов'янської” чи тюркської рас.

Вплив зовнішнього середовища на формування расових ознак

У науковій літературі неодноразово висловлювалися припущення про адаптивний характер ознак, які розмежовують представників великих расових груп. “Цілком імовірно, – писали з цього приводу *М. Чебоксаров* та *І. Чебоксарова*, – що на ранніх етапах свого історичного розвитку люди сучасного виду ще пристосовувалися, подібно до всіх живих організмів, до природно-географічних умов свого існування, тобто поступово виробляли морфологічні й фізіологічні особливості, тією чи іншою мірою корисні в конкретних природних умовах життя різних популяцій”.

Характерні риси *негроїдних рас* сформувалися в екваторіальних зонах Африки й Південно-Східної Азії в умовах спекотного й вологого клімату. Чимало з них мають явні сліди пристосування до умов зовнішнього середовища. Так, темний колір шкіри, поверхневий шар якої містить велику кількість меланіну, оберігає організм людини від шкідливої дії ультрафіолетового проміння, яке спричинює перегрів та опіки шкіри. Схожу роль відіграє й густе кучеряве волосся, властиве переважній більшості негроїдних груп, яке утворює на голові природну пористу “шапку”. Внаслідок слабкої теплопровідності вона захищає шкіру і кровоносні судини голови від надмірного нагрівання.

Певне адаптивне значення в минулому могли мати деякі особливості будови голови й обличчя представників негроїдних типів. Експерименти, проведені в Інституті антропології Московського університету, показали, що вузька, довга й висока голова нагрівається повільніше, ніж широка й низька (*В. Волков-Дубравін, Я. Рогінський*). Що ж до широкого носа з великими отворами й товстих губів з розвинутою слизовою оболонкою, то вони сприяють виділенню вологи з людського організму. Це дуже важливо в умовах надмірної вологості екваторіальних регіонів земної кулі.

Серед *європеїдних* ознак, які сформувалися під впливом зовнішнього середовища, зазначимо світлий колір шкіри. Завдяки йому

сонячні промені глибше проникають у тіло, сприяючи виробленню вітаміну D, що захищає організм людини від рахіту. Не випадково найсвітліші відтінки шкіри, волосся й очей властиві населенню Скандинавії й суміжних регіонів, де протягом післяльодовикового періоду переважав прохолодний клімат із дуже слабкою інсоляцією. Певне адаптивне значення мав у минулому властивий європеїдам вузький ніс, що різко випинається з площини обличчя. Завдяки цій особливості збільшується носоглотковий шлях, і холодне повітря, перш ніж потрапити до гортані та легенів, устигає нагрітись.

Згідно з уявленнями вчених, морфофізіологічні ознаки *монголоїдних* типів склалися в напівпустелях і степах Центральної Азії, де принаймні в кінці зледеніння усталився різко континентальний клімат. Він характеризувався високими добовими коливаннями температури й частими вітрами, які здіймали клуби снігу, піску та дрібних камінців. Разом із сильним відбиттям сонячних променів від снігу та скель це негативно впливало на органи зору, що сприяло поширенню розвиненої складки верхньої повіки й епікантуса, які захищають очі людини від дії шкідливих природних факторів. На користь даного припущення свідчить наявність цих рис у зовнішності бушменів – носіїв давнього расового комплексу, що склався в напівпустелях і пустелях Південної Африки. Помічено, що монголоїди значно рідше хворіють на кон'юнктивіт (запалення слизової оболонки очного яблука), ніж представники інших расових груп.

Ще визначний німецький філософ *I. Кант* у праці “Про різні людські раси” (1774) вказав, що плескате обличчя, яке характеризується значним розвитком жирових відкладень і слабким випинанням носа, є своєрідним пристосуванням до холоду. З цим погоджуються сучасні вчені: рівна поверхня характеризується меншою тепловіддачею, ніж нерівна, а тому сплюснення лицевого скелета і слабке випинання носа стоять на заваді переохолодження м'яких тканин. Експеримент, проведений в Арктиці фінськими дослідниками, показав, що монголоїди значно легше витримують низькі температури, ніж європеїди, яким властиві різке профілювання обличчя у горизонтальній площині та сильне випинання носа. Що ж до жировідкладень на обличчі, то в минулому вони могли також відігравати роль локального запасу поживних речовин із високим вмістом калорій.

Яскравим прикладом впливу екологічних чинників на формування расових відмінностей людей сучасного фізичного типу є пігмеї Африки та Південно-Східної Азії. Ще на початку нинішнього століття німецький вчений *A. Швальбе* висловив припущення про те,

що властиві цим групам низькорослість та загальна грацильність кістяка є наслідком несприятливих умов зовнішнього середовища. Вже в наші дні воно дістало теоретичне обґрунтування: доведено, що затримка росту й розвитку кісток викликані недостатньою кількістю фосфорно-кальцієвих солей у тропічних регіонах земної кулі (Т. І. Алексєєва).

Екологічні чинники істотно вплинули й на формування пропорцій тіла деяких груп людства. Так, багатьом народам Крайньої Півночі властивий брахіоморфний, а етнічним групам Східної Африки – доліхоморфний тип пропорцій. Перший з них перешкоджає втраті тепла, другий – сприяє тепловіддачі.

З пристосуванням до умов зовнішнього середовища пов'язаний міжгруповий розподіл деяких гематологічних ознак. Так, високу частоту антигена В у тих країнах Центральної, Східної та Південної Азії (наприклад, Китаї та Індії), де була поширена віспа, можна хоча б частково пояснити тим, що у крові групи III (В) і I (0) наявні антитіла, які негативно впливають на вірус цієї небезпечної хвороби. Ще одним прикладом є підвищення концентрації гена гемоглобіну S у Західній і Центральній Африці, в Ємені та Індії, наявність якого в крові людини певною мірою захищає організм від захворювання на малярію.

Як же пристосувалися до зовнішніх умов люди сучасного фізичного типу? Очевидно, для формування ознак, корисних у певному середовищі, існував якийсь біологічний механізм. На думку фахівців, ним був *природний добір*. Наприклад, в умовах жаркого клімату і підвищеної інсоляції темношкірі, широконосі й товстогубі люди мали більше шансів вижити і залишити плодюче потомство, ніж світлошкірі, тонконосі та тонкогубі. Корисні ознаки передавалися у спадок і через кілька поколінь ставали домінуючими в популяції. Окремі расові ознаки (складка верхньої повіки, епікантус тощо) могли виникнути внаслідок *мутацій, тобто зміни генетичної основи*. Якщо вони були корисними в даних клімато-географічних умовах, то також закріплювалися природним добром.

Із розвитком виробничих відносин і вдосконаленням соціальної організації первісного суспільства природний добір поступово втратив своє значення. Активно пристосовуючи довкілля для господарських і культурно-побутових потреб, люди дедалі менше залежали від клімато-географічних умов. Так, житло, одяг, взуття значно краще захищали від холоду та спеки, ніж ті чи інші расові адаптації. Очевидно, роль природного добору в життєдіяльності первісних колективів різко впала вже на рубежі пізнього палеоліту та мезоліту.

Географічна ізоляція та змішування як чинники расогенезу

На ранніх етапах расотворчих процесів людські колективи характеризувалися низькою чисельністю. Так, густина населення верхньопалеолітичної доби дорівнювала близько 1 чол. на 100 км², а чисельність пересічної первісної громади мисливців та збирачів цієї епохи становила 25–40 осіб. Освоюючи територію земної кулі, колективи першопроходців часто набували статусу популяцій, ізолюваних від інших природними перепонами: високими гірськими хребтами, непролазними тропічними джунглями, широкими повноводними ріками, пустелями і т. п. Природно, що члени цих колективів були пов'язані між собою тісними родинними стосунками. В таких невеликих популяціях – демах, де протягом тривалого часу мали місце внутрішньогрупові шлюби, відбувався перерозподіл частот расових ознак, наслідком якого могли бути цілковите зникнення або, навпаки, різке переважання деяких з них. Ці процеси дістали назву *генетико-автоматичних, або “генного дрейфу”*.

Слід мати на увазі, що ізоляція і стимульовані нею генетико-автоматичні процеси передусім сприяли перерозподілу ознак, які контролюються однією або небагатьма парами алелів (наприклад, груп крові). Це було доведено під час вивчення ізолятів Таджикистану та Дагестану. Саме дією генного дрейфу можна пояснити різке зниження концентрації групи крові В(III) серед етнічних груп Північно-Східної Азії та практично цілковите її зникнення в індіанців Америки. Це ж стосується і значного підвищення частоти антигена А(II) в аборигенів Австралії. Ймовірно, ізоляція тих нечисленних популяцій неоантропів, які першими просунулися у Східну Азію, стала головною причиною первинної диференціації людства на західний та східний расові стовбури, в основі якої лежать одонтологічні й дерматогліфічні ознаки. Багато з них має відносно просту форму успадкування і є “нейтральними” з точки зору пристосування до зовнішнього середовища. Що ж до “класичних” расових характеристик (волосяний покрив, пігментація, будова обличчя тощо), то, будучи полігенними, вони значно менше піддаються дії генного дрейфу.

На думку багатьох учених, генетико-автоматичні процеси відіграли важливу роль у формуванні фізичних рис таких своєрідних груп, як айни Курильських островів, алеути й ескімоси арктичних областей Американського континенту й Північно-Східної Азії, полінезійці Океанії, вогнеземельці Південної Америки, тибетці високогірних плато Центральної Азії, бушмени й готентоти пустелі Калахарі. З ними пов'язують також підвищену концентрацію рецесивних

мутацій депігментації шкіри, волосся та очей на півночі Європи. Велике значення для розуміння дії генетико-автоматичних процесів на окраїнах ойкумени мають праці визначного російського генетика *М. Вавилова*. Він уперше обгрунтував думку про те, що рецесивні гени поступово витісняються на околицях видових ареалів.

Слід мати на увазі, що ізоляція первісних колективів не була цілковитою навіть на світанку людської історії, поєднуючись із більш-менш інтенсивним змішуванням із сусідніми групами.

Переконаливим доказом важливої ролі змішування на найбільш ранніх етапах расотворення є наявність давніх *контактних, або перехідних форм*, що склалися в добу палеоліту – мезоліту на перетинах ареалів великих рас. До них належать такі малі раси: *ефіопська*, котра певним чином поєднує в собі негроїдні та південноєвропеїдні риси; *південноазійська*, яка відіграє роль проміжної ланки між монголоїдними та австралоїдними популяціями; *південноіндійська* – морфологічно близька до ефіопської, яка уособлює перехід від південних європеїдів до австралоїдів; *айнська* та *полінезійська*, що вважаються перехідними між азійськими й океанійськими групами. Можливо, давньою контактною расою є й *уральська*, однак питання про її походження не можна вважати вирішеним остаточно: деякі вчені вважають, що вона склалася доволі пізно у процесі взаємодії європеїдних та монголоїдних популяцій.

Змішування носіїв різних расових комплексів тривало і в наступні історичні періоди. Так, постійні контакти між європеїдними й монголоїдними популяціями на території Південного Сибіру й Центральної Азії в добу неоліту, раннього заліза і в пізніші часи спричинили формування *південносибірської* раси. Мішаним є й антропологічний склад населення Європи, на теренах якої кельти спочатку поглинули прадавню неолітичну людність, нині представлену басками Північно-Західної Іспанії та Південно-Західної Франції; згодом германські племена асимілювали кельтів Центральної Європи, слов'янські – фракійців та ілірійців Балканського півострова та фінів Східної Європи тощо. Під час Великого переселення народів у Східній та Центральній Європі з'явилися й носії монголоїдних рис – гунни й авари, які, за висловом літописця, “примучували дулібів”, тобто східнослов'янське плем'я, що мешкало на Волині. Подібні процеси відбувалися і в інших регіонах Старого Світу. Починаючи з 632 р., після смерті пророка Мухамеда, араби швидко поширилися в Північній Африці, де змішалися з місцевими берберськими племенами, залишки яких уціліли лише в північно-західних областях континенту.

Особливо грандіозних масштабів процеси змішування набули під час європейської колонізації Америки. Так, понад 80 % сучасного населення Мексики є іспано-індіанськими *метисами*, майже чверть кубинців – *мулати*, тобто нащадки іспанців та негрів-невільників. Дуже високим є відсоток мулатів та метисів серед сучасного населення Бразилії. Нащадки іспанських колоністів та місцевих індіанських племен складають значну частку людності Болівії, Колумбії, Перу та інших країн Центральної Америки.

Великі групи мішаного населення утворилися в Сибіру, де під час російської колонізації переселенці мали інтенсивні шлюбні контакти з місцевою людністю – носіями монголоїдних типів. Найбільшою з них є російсько-якутське населення Верхньої Лени.

Переміщення великих масивів людей, що відбувалося упродовж останніх тисячоліть, спричинило розмивання, розрив, а то й цілковите знищення первісних ареалів расових типів. У зв'язку з цим раса розглядається в сучасній науці як *динамічна, мінлива в часі та просторі* категорія.

Зміни расових ознак та їхніх комплексів у ході соціально-економічного розвитку людства

Крім змішування, значну роль у процесі расотворення відігравали й інші чинники. Про це свідчить аналіз епохальних змін багатьох морфологічних ознак, які залучаються для расових класифікацій.

Починаючи з VI–II тис. до н. е. на території Євразії, від Атлантичного океану на заході до Мінусинських степів у Західному Сибіру на сході, проходив процес *грацилізації*, тобто зменшення загальної масивності кістяка, нахилу лоба, вираженості надбрів'я, ширини обличчя тощо. На думку *Г. Дебеця*, він був пов'язаний зі змінами в господарській діяльності людей, передусім із поступовим переходом від мисливства, рибальства і збиральництва до землеробства. Останнє сприяло різкому збільшенню частки рослинної їжі в харчуванні. Це вплинуло на діяльність залоз внутрішньої секреції, викликавши значні зміни в темпах росту організму, строках статевого дозрівання і, як наслідок, – у морфологічній будові тіла людини. На користь цього припущення свідчить той факт, що грацилізація практично не торкнулася тих народів (австралійців, ескімосів, індіанців Вогненної Землі та ін.), котрі через особливості свого історичного розвитку й донині зберігають архаїчні форми господарства.

Ще в минулому столітті було помічено, що в різних місцях земної кулі протягом останнього тисячоліття відбулося значне збіль-

шення показника голови – *брахікефалізація*, тобто заміна видовженої форми голови короткою. Так, із XII–XIV до середини XIX ст. у населення Підмосков'я цей показник зріс приблизно з 74 до 81. Брахікефалізація спостерігалася в багатьох країнах Європи – Франції, Німеччині, Австрії, Чехії, Польщі, Україні, а також на півдні Сибіру, в Японії тощо. Природа цих епохальних змін не зовсім зрозуміла. В. Бунак пов'язував їх зі змінами в темпах росту організму людини, зумовленими підвищенням загального рівня життя. Висловлювалися й інші припущення. "Можливо, також, що збільшення головного показника, – наголошували *М. Чебоксаров* та *І. Чебоксарова*, – найбільш інтенсивне у змішаних популяціях, залежить від домінування в ряду полімерних алелів, які контролюють форму голови, генів, які контролюють ріст черепа в ширину, над генами, які стимулюють його ріст у довжину". Для аргументації цієї думки згадані автори наводять такий приклад: головний показник прибережного населення Індонезії та Філіппінів, мішаного в расовому плані, як правило, вищий, ніж в ізольованих народів, котрі живуть у віддалених регіонах великих островів або на дрібних островах.

Поліпшення соціально-економічних умов вплинуло на епохальну динаміку *довжини тіла* (зросту). Починаючи з другої половини XIX ст. майже повсюдно в Європі, США, Японії та інших регіонах вона повільно, але невпинно зростала. Так, у Скандинавії за останнє століття довжина тіла збільшилась приблизно на 10 см (із 164–165 до 173–174 см). Ще інтенсивніше "підростала" людність Європи й США впродовж останніх десятиліть, коли значно посилюлися процеси *акселерації* – прискореного фізичного, фізіологічного та психічного розвитку дітей і підлітків. З акселерацією пов'язують також подовження репродукційного періоду, збереження працездатності у більш зрілому віці, збільшення тривалості життя в економічно розвинутих країнах.

Отже, морфофізіологічне різноманіття людства зумовлене взаємодією багатьох біологічних та соціальних чинників. З біологічної точки зору вид *Homo sapiens*, який налічує близько 10 000 поколінь, є молодим, і расотворчі процеси ще дуже далекі від свого завершення. Попри етнічну, культурну, релігійну, кастову розпорошеність людей, расові відмінності поступово нівелюються. "Якщо стосовно людської еволюції щось і ясно, так це те, що процес диференціації людей, який відбувається в локальних групах, хоча значною мірою й обумовлює нашу біологічну різноманітність, та все ж згасає, – так оцінює перспективи расотворчих процесів генетик *Р. Левонтін*. – Уніфікуючі си-

ли міграції й загального добору, які діють у спільному середовищі та спільних культурних умовах, сильніші, ніж будь-коли”.

Контрольні запитання і завдання

1. Визначте місце людини у природі.
2. Назвіть визначальні риси людини, завдяки яким вона займає найвищий щабель історично-еволюційного розвитку органічного світу.
3. Схарактеризуйте роль австралопітеків у біологічній історії людства.
4. Homo habilis – це людина чи тварина?
5. Де розташовувалася прабатьківщина людства?
6. Надайте характеристику архантропів.
7. Коли люди вперше почали використовувати вогонь?
8. Що складало основу життєдіяльності європейських неандертальців?
9. Коли первісні люди розпочали вперше будувати штучні житла?
10. В який період постали люди сучасного фізичного типу?
11. На яку історичну епоху припадає розквіт первісного мистецтва?
12. Окресліть основні етапи формування мовлення та мислення.
13. Що таке раса? Наведіть основні ознаки великих рас.
14. Схарактеризуйте роль географічної ізоляції та змішування у процесі расоутворення.
15. Чи змінюються расові ознаки у процесі соціально-економічного розвитку людства?

ЛІТЕРАТУРА

1. Анатомія людини : підручник / І. Я Коцан, В. О. Гринчук, В. Х. Велемець [та ін.]. – Луцьк : Волин. НУ імені Лесі Українки, 2010. – 890 с.
2. Аносов І. П. Анатомія людини у схемах / І. П. Аносов, В. Х. Хоматов. – Київ : Вища школа, 2002. – 191 с.
3. Бажора Ю. И., Шевеленкова А. В. и др. Клиническая генетика. Уч. пособие к практ. занятиям. - Одесса: Одес. гос. мед. ун-т, 2001. - 145 с.
4. Билич Г. Л., Крыжановский В. А. Биология. / Полный курс. В 3-х т. - М.: ООО Изд. дом «Оникс 21 век», 2002.-864 с.
5. Білявський Г. О., Падун М. М., Фурдуй Р. С. Основи загальної екології. –К.: Либідь, 1995. 365 с.
6. Біологія: Підручник для студентів медичних спеціальностей ВУЗів III-IV рівнів акредитації / Кол. авт.; За ред. проф. В.П.Пішака та проф. Ю.І.Бажори. – Вінниця: Нова книга, 2004. – 656 с.
7. Задорожний К.М. Загальна біологія. – Х., Основа, 2008.216 с.
8. Злобін Ю. А. Основи екології. Підручник. – К.: Лібра, 1998. 248 с.
9. Коляденко Г.І. Анатомія людини. К.: Либідь, 2001. 384с.
10. Корсак К. В., Плахотнік О. В. Основи екології. – Київ, 2000. 237 с.
11. Кучеров І.С. Фізіологія людини і тварин. – Київ: Вища школа, 1991. -327 с.
12. Людина. Навчальний посібник з анатомії та фізіології. Вид. 3—тє;/ Гол. ред. Тоні Сміт; Перекл. з англ. І. Гаврилюк, О. Гаврилюк, У. Галюк та ін. За наук. ред. О.Заячківська, М.Гжегоцький. – Львів: “Бак”, 2003. – 240 с.
13. Медична біологія / За ред. В.П.Пішака, Ю.І.Бажори. Підручник. Вінниця: Нова книга, 2017. – 608 с.
14. Метт Рідлі. Еволюція всього. К.:КМ-Букс. 2019. – 336 с.
15. Музика Ф. В. Анатомія людини: навч. посіб. / Музика Ф. В., Гриньків М. Я., Куцериб Т. М. – Львів: ЛДУФК, 2014. – 359 с.
16. Пішак В. П, Дьякова Т. Є., Черновська Н. В. та ін. Філогенез систем органів. / Навч. посібник - Чернівці: Вид-во БДМА, 2000. - 153 с.
17. Пішак В.П., Захарчук О.І. Навчальний посібник з медичної біології, паразитології та генетики. Практикум. – Чернівці: Медакадемія, 2004.– 579 с.

18. Самусев Р. П. Атлас анатомії людини: навч. посіб. для студ. вищ. мед. навч. закл. / Р. П. Самусев, В. Я. Липченко. – Тернопіль : Навчальна книга Богдан, 2011. – 751 с.
19. Сапин М.Р., Билич Г.Л. Анатомия человека. В 2 кн.: Учеб. для студ. биол. и мед. спец. вузов. Кн. 1. – М.: Издательский дом “ОНИКС 21 век”: Альянс-В, 2001. – 463 с.
20. Сегеда С.П. Антропология. К.: Либіль, 2001. 334 с.
21. Сидоренко П. І. Анатомія та фізіологія людини / П. І. Сидоренко, Г. О. Бондаренко, С. О. Куц. – Вид. 4-е, випр. – Київ : Медицина, 2012. – 199 с.
22. Слюсарев А.О., Жукова С.В. Біологія: Підручник для студентів медичних спеціальностей ВУЗів (Переклад з російської мови к.біол.н. В.О.Мотузного). – К.: Вища школа, Головне видавництво, 1992. – 422 с.
23. Трускавецький Є.С. Цитологія: Підручник. – К.: Вища шк., 2004. – 254 с.
24. Трускавецький Є.С., Мельниченко Р.К. Гістологія з основами ембріології: Підручник. – К.: Вища шк., 2005. – 327 с.
25. Черкасов В. Г. Анатомія людини: навч. посіб. / В. Г. Черкасов, С. Ю. Кравчук. – Вінниця : Нова Книга, 2011. – 639 с.
26. Уайт Э., Браун Д. Первые люди. М., 1991. С. 28-45.
27. Харрисон Дж., Уайнер Дж., Теннер Дж. и др. Биология человека. М., 1996. 534 с.
28. Ярыгин В. Н, Васильева В. И., Волков И. Н., Синельщикова В. В. Биология: В 2 кн. Учебн. для мед. спец. вузов. / Под ред. В. Н. Ярыгина. - 4-е изд., испр. и доп. - М.: Высш. шк., 2001. - 432 с.

ПРЕДМЕТНИЙ ПОКАЖЧИК

А

австралопітеки 238, 239
автоматія 113
автополіплоїдія 58
агонія 162
адаптація 12
аденозінфосфорні кислоти 37
акромегалія 147
акселерація 182, 270
алель 42, 43, 47
алогенез 207
алополіплоїдія 58
альвеола 96, 121, 127, 229
альгологія 7
анатомія 7
анафаза 68, 69, 70, 72
андроменез 65, 66
андрогени 150, 151
анеуплоїдія 58, 59
антигени 151, 154, 155, 156
антитіла 29, 226
антропоменез 256
антропологічні типи 259
антропосоціогенез 253
аорта 116
арахнологія 7
аритмія 115
арогенез 206
ароморфоз 206, 207, 210, 211, 212, 213, 227
артеріальний пульс 117, 119
артеріальний тиск 119
артерія 116, 117, 118
архантропи 243, 244
архейська ера 209
архіморфи 259

Б

багатоклітинні 222-223

базедова хвороба (тиреотоксикоз) 148
безчерепні 224
біль 149, 161
біогенез 209
біологія 6, 7
біосинтез білка 30
біосфера 15
біоценоз 15, 200
бластопор 82, 83
бластула 82, 90
брадикардія 115
брахікефалізація 270
бріологія 7
Бунак В. 260

В

вазопресин 86, 141, 146, 147
вена 116, 118, 119
вербоїди 256
вид 200
виділення 227, 230
видоутворення 204
вимірювання 10, 91, 119
вищі звіри 230
відбір 202
вода 26
вториннопорожнинні (целомні) тварини 222
вуглеводи 27

Г

гамета 47, 64
гаметогенез 74
гастрит 132
гаструла 82, 83
гаструляція 82
Гейдельберзька людина 218
гельмінтологія 7
гематурія 144

гемізигота 42
гемофілія 50, 61
ген 41, 45, 50, 60, 204
генетика 40
генетична інформація 40
генетичний код 30, 31
генний дрейф 267
геном 43
генотип 43
гермафродит 64
гетерозигота 42
гігантизм 146
гігантопітек 218
гіногенез 65, 66
гіперглікемія 144, 151
гіпопаратиреоз 149
гіпотеза 8, 9
гіпофіз 144, 146, 147
гістологія 7
глікозурія 144
глотка 123
головохордові 224
гомініди 237
гомозигота 42
гормони 144
грацилізація 269
грудний вік 171

Д

дарвінізм 198
двобічносиметричні тварини 222
двошарові тварини 221
Дебец Г. 260, 269
дегенерація 207
дезоксирибонуклеїнова кислота 35
делеція 56
Денікер Й. 259
дефішенсі 57
дискретність 10, 13
дитинство 164, 173
дихальна система 81, 121 — 128
дихальний цикл 126
дихання 122, 126

діастола 115
діурез 89, 143
довголіття 192
домінантний алель 42
дослідження 8
дошкільний вік 178
дріопітек 218
дуплікація 57

Е,Є

еволюція 196, 199
Ейкштедт Е. 259
експеримент 8, 9
елементарна одиниця 14
ембріональний період 74, 83
емерджентність 199
ендокард 114
ендокринні залози 144
ендомізій 112
ентомологія 7
епістаз 52, 53
епітелій 83, 84, 89, 153, 189
ера 208
етнос 262, 263
європеїди 264
єгиптопітек 236

Ж

життєва ємкість легень 126
життя 11
жіночий статевий цикл 78
жовчний міхур 132, 134, 135
жоффруїзм 198

З

закон(и) 6, 45
закон Харді — Вайнберга 204
запалення 97, 101, 114, 123, 125, 132, 157 — 160
запліднення 80, 81
зародок 82, 216
зинджантроп 239

змішанопорожнинні тварини 222
зрілість 183
зуби 129, 171, 188, 226
зчеплене успадкування 47

І

ідіоадаптація 207, 214
ієрархічні рівні 14
ізоляція 267
імунітет 89, 90, 149, 154 — 156, 179, 192
іmunна реакція 154
іmunна система 90, 154
іmunна толерантність 154
імуногенність 154
імунологічна пам'ять 154
інверсія 56
інтермедієн 147

К

кайнозойська ера 215
каріоплазма 24
карликовість 147
кеніапітек 237
кишквопорожнинні 223
кістки 93 — 95
класифікація 220
клітина 13-15
клітинний центр 23
ковтання 130
кола кровообігу 113, 122, 229
комплекс Гольджі 22
кон'югація 65
координація 113, 173, 182
копуляція 65
кортікостерон 146
кретинізм 148
кристи 21
кров 113

Л

Ламарк Ж.-Б. 6, 196

ламаркізм 197
лануго 168
лізосоми 22
лімфа 120, 121
лімфатична система 113, 120
ліпіди 26 — 28
літній вік 164, 186
локус 42
людина 232, 236
лютропін 146

М

мавполюди 238
макроеволюція 206
макросистема 14
маскування 203
мегантроп 240
мезодерма 83
мезозойська ера 208, 214
мезосистема 14
мейоз 72
меланотропін 147
мелатонін 147
мембрана 17, 18, 21
метаморфи 259
метафаза 68, 70, 72, 73
метис 269
методи генетики 44
мислення (виникнення) 254
мікологія 7
мікроеволюція 206
мікросистема 14
мікседема 148
мімікрія 203
мінливість 13, 40, 48, 54, 59
міокард 114
мітоз 67
мітохондрія 21
мовлення (виникнення) 254
моделювання 9
молодший шкільний вік 179
монголоїди 261
моноцентризм 251, 252

морфологія 7
мулат 269
мустьє 251
мустьєрська “крем’яна індустрія”
249, 250
мутаціонізм 199
мутація 55 — 57, 199, 266
м’язи 83, 103, 111, 226

Н

неандертальці 247, 250
негроїди 262
неоантропи 218, 251
нирки 139
новонародженість 164
номогенез 198
ноосфера 15
нуклеїнові кислоти 37, 40

О

об’єкт дослідження 7
обмін речовин 11, 19, 34, 38, 152
одноклітинні 222
окситоцин 146
олдувайська культура 240, 241
олігурія 143
онтогенез 5, 13, 80
орангутанг 218
орган 14, 226 — 228
органела 20
органели руху 23
організація ієрархічна 13
організація структурна 12
організм 11, 12-17, 154
ордовицький період 208
ортогенез 196, 198

П

палеоантропи 218, 247, 248
палеозойська ера 211
пальпація 119
панспермія 209

паралелізм 207
парапітек 218
паратгормон 149
партеногенез 65, 66
переддошкільний вік 176
перимізій 112
період Землі 207
пермський період 214
печінка 21, 26, 87, 132, 134
підлітковий вік 180
підшлункова залоза 134, 135, 227
піноцетоз 22
плевра 125
пневмоторакс 126
подразливість 12
поліембріонія 66
полімерія 52, 53
поліплоїдія 58
популяція 15, 42, 45, 66, 200, 201,
204, 262
порожнини тіла 227
походження людини 215
примати 231
принципи расових класифікацій 258
приспособаність 202
приспосовання (види) 203
прищитоподібні залози 144, 148
провізорні органи 84
прогерія 192
прогестерон 79, 146, 150, 152
прокоракоїд 226
пролактин 86, 146
променевосиметричні 222, 223
пропліопітек 218
протеїнурія 144
протерозойська ера 211
протозологія 7
профаза 68
псилофіти 212

Р

раса 258
расові групи 261

расові ознаки 264, 269
расогенез 267
реаніматологія 163
регенерація 63
редуплікація 36
репродукція 12
ретардація 182
рефлекс 85, 127, 134, 151, 152, 162, 166 — 168
рецесивний алель 42
рибонуклеїнова кислота 31
рибосома 20, 30, 32, 33, 37, 57
риніт 122
розвиток індивідуальний 13
розвиток філогенетичний 13
розмноження 62
рудименти 103, 216, 229

С

сальтаціонізм 196, 199
самовідтворення 11, 12, 36, 152, 209
самооновлення 11
саморегуляція 12
середостіння 126
серотонін 147, 158, 161
серце 113, 114
сеча 90, 139, 142 — 144
сечова система 139
силурійський період 208
симфіз 96
синантроп 244
синхондроз 96
систола 115, 116
скелет 98
смерть 161
соматотропін 146
спадковість 13, 40, 43, 45, 52
спадкові хвороби 59
спостереження 7-10, 40, 53, 167, 206, 234
ссавці 228
старечий вік 164, 186

структурно-рівнева класифікація 220
суглоби 96-97
схрещування 43 — 47, 204, 221

Т

тахікардія 115
телеангіектазія 170
телофаза 68, 70
теорія 8, 9, 17, 41, 55, 181, 182, 196, 197, 199, 208, 252
тепловкровність (гомойотермність) 230
тестостерон 75, 86, 146, 151
тимус 154
типологічна класифікація 220
тип хордові 223 — 227
тиреотоксикоз 148
тироксин 148, 192
тіротропін 146
тканина 14, 26, 27, 76, 90, 95, 114, 116 — 118, 122, 145, 147, 149, 153, 159
травлення 134, 136, 137
травна система 128
транскрипція 32
транслокація 56
трансляція 32
Тревірантус 6
трийодтиронін 148
тріасовий період 208, 214

У

успадкування зчеплене 47

Ф

фагоцитоз 18, 19, 157 — 159
фасція 112
ферменти 22, 33, 34, 135 — 138, 144, 158
фетальний період 85
фізіологія 7, 225

філогенез 13
фолітропін 146

Х

хордові 223
хромосома 35, 24, 41, 43, 46 — 49,
51, 67 — 69, 71, 72, 81, 210

Ц

цитоплазма 19, 30, 70

Ч

череп 93
чиста лінія 43

Ш

шишкоподібне тіло 144
шлунок 131, 132, 136, 227, 229

Щ

щитоподібна залоза 144

Ю

юнацький вік 164, 182
юрський період 214

Я

ядерце 69
ядро 11, 15, 17, 19, 21, 24, 25, 34, 62,
63, 66, 68, 70, 80 — 82
язик 129, 226, 255

Навчальне видання

ОСНОВИ БІОЛОГІЇ ЛЮДИНИ

Підручник

Для здобувачів вищої освіти,
які навчаються на **першому** (бакалаврському) рівні
за спеціальністю 053 "Психологія",
за освітніми програмами: "Екстремальна та кризова психологія"
та "Робота з персоналом"

Підписано до друку 02.09.19. Формат 60x84 1/16.

Умовн.-друк. арк. 17,3.

Вид. № 49/18.

Сектор редакційно-видавничої діяльності
Національного університету цивільного захисту України
61023 м. Харків, вул. Чернишевська, 94.

www.nuczu.edu.ua

НАЦІОНАЛЬНИЙ УНІВЕРСИТЕТ ЦИВІЛЬНОГО ЗАХИСТУ УКРАЇНИ

Ліцензія: Наказ МОН України від 17.02.2017 № 33-л

Навчальний заклад готує фахівців для підрозділів ДСНС України та підприємств усіх форм власності

| Спеціальність | Спеціалізація | Інформація за телефонами |
|---------------------------------|--|---|
| Екологія | •Екологічна безпека | Факультет техногенно-екологічної безпеки (057) 707-34-31 +38-067-422-96-63 +38-066-738-40-14 +38-063-772-91-75 |
| Цивільна безпека | •Охорона праці | Факультет оперативно-рятувальних сил +38-093-682-13-88 +38-095-927-58-00 +38-095-606-71-79 |
| Хімічні технології та інженерія | •Радіаційний та хімічний захист | Факультет цивільного захисту +38-099-620-10-25 +38-093-965-71-88 +38-067-427-57-05 +38-093-312-37-12 |
| Цивільна безпека | •Цивільний захист •Телекомунікаційні системи в управлінні •Інженерне забезпечення саперних, піротехнічних та вибухових робіт | +38-093-407-47-46 +38-067-950-94-28 |
| Туризм | •Туризм | Соціально-психологічний факультет: (057) 707-34-60 +38-093-312-35-40 +38-093-406-84-36 |
| Психологія | •Екстремальна та кризова психологія •Робота з персоналом | Факультет пожежної безпеки (057) 707-34-80 +38-067-571-90-10 +38-063-776-80-59 +38-067-900-47-52 +38-093-940-91-29 |
| Пожежна безпека | •Пожежна безпека •Автоматичні системи пожежної та техногенної безпеки •Аудит пожежної та техногенної безпеки •Пожежна безпека •Пожежогасіння та аварійно-рятувальні роботи | Факультет оперативно-рятувальних сил +38-093-682-13-88 +38-095-927-58-00 +38-095-606-71-79 |

Здобувачі вищої освіти мають можливість навчатись на військовій кафедрі підготовки офіцерів запасу

Приймальна комісія – (057)704-14-32, (057)707-34-06



